LIBRARY
MUS. COMP. ZOÖLOGY

Die Samenreifung bei den Planarien.

Habilitationsschrift

zur

Erlangung der Venia legendi

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Waldemar Schleip,
Dr. med. et phil.,
aus Freiburg i. Br.

Naumburg a. S.
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).
1907.

LIBRARY
MUS. COMP. ZOOLOGY,
CAMBRIDGE, MASS.

MAR 30 1923

HARVARD UNIVERSITY LIBRARY

Die Samenreifung bei den Planarien.

Habilitationsschrift

zur

Erlangung der Venia legendi

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Waldemar Schleip,
Dr. med. et phil.,
aus Freiburg i. Br.

Naumburg a. S.
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).
1907.

Harvard College Library
DEC 11 1907
From the University
by exchange

Trans. to Mus. of Comp. Zool.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 24. Abt. f. Anatomie. 1907.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

HARVARD
UNIVERSITY
LIBRARY

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Samenreifung bei den Planarien.

Von

Dr. **Waldemar Schleip,**
Assistent am Zoologischen Institut in Freiburg i. Br.

Mit Tafel 1–2 und 2 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die fast unübersehbare Menge von Arbeiten über die Reifungsvorgänge in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, welche sich seit etwa 25 Jahren auf zoologischem und botanischem Gebiet angehäuft haben, verdanken ihre Entstehung in der Hauptsache den beiden Fragen, ob die Reduction der Chromosomenzahl in den Geschlechtszellen auf die Hälfte der in den somatischen Zellen vorhandenen eine allgemeine Erscheinung sei und was für eine Bedeutung die Reduction besitze. Daß eine solche Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte bei der Reifung der Geschlechtszellen eintritt, wie es Weismann 1887 als theoretisches Postulat aufstellte, das haben in völliger Übereinstimmung alle bisherigen Beobachtungen ergeben. Darüber aber sind die Meinungen stets geteilt gewesen, ob diese Reduction bloß eine Halbierung der Chromatinmasse bedeutet oder eine Entfernung der halben Zahl dauernd individuell bestehender Einheiten, der Chromosomen. Es galt also zu untersuchen, ob die Chromosomen solche dauernd individuell bestehende Einheiten sind, oder ob sie nur aus einer jedes-

maligen Neuordnung des Chromatins in gleicher Zahl wieder neu entstehen. Ferner erforderten gewisse theoretische Fragen der Vererbung die Feststellung, wie sich die Chromosomen bei der Reduction im genauern verhalten.

Bekanntlich hat erst vor kurzem Boveri (1904) in seiner Zusammenfassung über die Konstitution des Chromatins alle Beweise, welche bisher für die „Theorie der Chromosomen-Individualität" erbracht worden sind, übersichtlich zusammengestellt und die letztere entschieden verteidigt. Und jetzt ist von der Mehrzahl der Autoren die Individualitätstheorie auch wohl anerkannt. Doch hat die Anschauung, daß die Chromosomen dauernd individuell bestehende Einheiten sind, bis auf den heutigen Tag noch viele Gegner, ich verweise nur auf den Aufsatz von Fick (1905). Daher sind, wie ich schon in meiner vorhergehenden Arbeit betonte, neue Untersuchungen zur sichern Feststellung dieser für die Bedeutung des Chromatins fundamentalen Frage sehr wünschenswert.

Die andere Frage, wie sich die Chromosomen im genauern bei den Reifungsteilungen verhalten, hat ebenfalls bis heute eine sehr verschiedene Beantwortung erfahren. Wenn auch Korschelt u. Heider (1902) in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte die verschiedenen Beobachtungen über Reifungsteilungen in 3 Kategorien zusammenfassen konnten, den eumitotischen und den pseudomitotischen Reifungsmodus, welch letzterer wieder in den Prä- und den Postreductionsmodus zerfällt, so zeigen sich doch innerhalb eines und desselben Reifungsmodus noch so beträchtliche Verschiedenheiten, daß von einem Verstehen der ganzen Vorgänge eigentlich noch nicht gesprochen werden kann. Zwei Reihen von Beobachtungen haben sich aber seit der Darstellung von Korschelt u. Heider auffällig gemehrt: Erstens die, daß nach neuern Beobachtungen der Präreductionsmodus anscheinend der häufigste ist und auch da vorkommt, wo man früher keine Reduction im Sinne Weismann's, sondern eine zweimalige Längsspaltung der Chromosomen fand; ich erinnere an die Wirbeltiere und an die Phanerogamen. Und die zweite immer häufiger gemachte Beobachtung ist die paarweise Vereinigung, die sog. „Conjugation" zweier Chromosomen vor den Reifungsteilungen. Hier erheben sich wieder mehrere Fragen: Zunächst, ist diese paarweise Vereinigung der Chromosomen eine ganz allgemeine Erscheinung und was für eine Rolle spielt sie in dem Reifungsprozeß? Es wäre also zu untersuchen, ob bei der Reduction die Chromosomen sich auch beliebig auf die Tochterzellen verteilen können, ohne

daß vorher eine mehr oder weniger ausgesprochene „Paarung“ derselben eintritt. Nun sind in neuerer Zeit drei Arbeiten erschienen, in denen der letztere Vorgang beschrieben ist: Mattiesen (1904) gibt etwas derartiges für die Oogenese der Tricladen an, doch bin ich bei meinen eignen Untersuchungen (1906) am gleichen Objekt zu einem andern Resultat gelangt. Ferner gehören hierher die Arbeit von Goldschmidt (1905) über die Eireifung von *Zoogonus mirus* und die vorläufige Mitteilung von Prandtl (1905) über die Reduction bei einem Infusor. Ich muß aber gestehen, daß mir die Ergebnisse der beiden Autoren noch nicht einwandsfrei bewiesen scheinen. Weiterhin muß man fragen: in welchem Verhältnis stehen die verschiedenen Formen der „Chromosomen-Conjugation“ zueinander? Bei *Ophryotrocha* findet nach Korschelt (1895) die Paarung der Chromosomen erst in der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel statt; bei andern Objekten vereinigen sich die Chromosomen paarweise zu einer viel frühern Zeit, und zwar bei gewissen Tieren mit je einem ihrer Enden, indem die Querteilung des Chromatinfadens unterbleibt, bei andern durch Aneinanderlegen der Länge nach. Werden wir diese verschieden intensive „Conjugation“ der Chromosomen in Übereinstimmung bringen können mit den Vererbungserscheinungen? Oder werden spätere Untersuchungen eine größere Einheitlichkeit der Chromosomenpaarung und der Reifungsvorgänge im allgemeinen zutage fördern, als wir nach den bisherigen Ergebnissen zu erwarten berechtigt sind?

Ein neues Interesse haben die angedeuteten Vorgänge bei der Chromatinreduction gewonnen, als von verschiedener Seite, insbesondere von Sutton und Boveri, die wiederentdeckten Mendel'schen Vererbungsregeln in Zusammenhang mit den Vorgängen bei der Chromosomenconjugation und -reduction gebracht wurden. Da die Allgemeingültigkeit der Mendel'schen Regeln aber nicht von allen Vererbungsforschern anerkannt wurde, so entstand durch die Verknüpfung der Vorgänge am Chromatin mit den Mendel'schen Regeln wieder ein neuer Gegensatz: Nach Sutton und Boveri sind die Chromosomen der reifen Geschlechtszellen Träger verschiedener Eigenschaften, also selbst essentiell oder qualitativ verschieden, während sie nach Weismann nur individuell verschieden sind, Iden oder Idanten darstellen.

Vorliegende Untersuchung bezweckt nun, neues Material zur Entscheidung der angedeuteten Fragen herbeizuschaffen. Es soll ferner versucht werden, durch eine Vergleichung der Entwicklung

der Chromosomen in den Spermatocyten mit der von mir (1906) schon beschriebenen in den Oocyten einen tiefern Einblick in die Bedeutung der mannigfachen Veränderungen im Kern während der Ausbildung der Chromosomen zu erlangen.

II. Literatur.

Es ist auffallend, daß bisher über die Samenreifung bei den Turbellarien so wenig bekannt geworden ist, während doch die Eireifung derselben vielfach und zum Teil wiederholt an demselben Objekt studiert wurde. Die Samenreifung scheint zwar einer Untersuchung auf den ersten Blick größere Schwierigkeiten entgegenzusetzen wegen der verhältnismäßigen Kleinheit der Kerne, aber sie zeigte sich in vieler Hinsicht besser geeignet als die Eireifung. Was bisher meines Wissens über die Samenreifung bekannt wurde, ist Folgendes:

Van der Stricht (1898) bildet einige Spermatogonien und Spermatocyten von *Thysanozoon brocchi* ab und findet als Zahl der Chromosomen in den Kernen der erstern 18, in denen der letztern 9; und zwar haben die Chromosomen der Spermatocyten die Form von offenen oder geschlossenen Ringen.

K. C. Schneider (1902) beschreibt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Histologie die Hodenbläschen von *Dendrocoelum lacteum* etwas genauer: peripher sollen nach ihm die Urgenitalzellen liegen, weiter innen die Spermatogonien; letztere sollen eine „Spermogemme" liefern, deren Elemente die Spermatocyten und Spermatiden durch die rasch aufeinander folgenden Reifeteilungen bilden; auf die letztern geht Schneider nicht ein. Wenn Schneider sämtliche Zellen der Wand der Hodenfollikel als Ursamenzellen oder Spermatogonien deutet, so kann ich mich ihm darin deshalb nicht anschließen, weil man in den Kernen der meisten dieser Zellen die reduzierte Zahl von Chromatinschleifen findet (vgl. unten). Auch war es mir nicht möglich, bei den untersuchten Arten normale Zellengruppen in den Hodenbläschen zu finden, welche eine Deutung als „Spermogemmen" zulassen würden.

Ein wenig eingehender behandelt N. M. Stevens (1904) die Samenreifung und zwar bei der amerikanischen Art *Planaria simplicissima*. Da Stevens zu ganz andern Resultaten gelangt, als ich in der vorliegenden Arbeit, und da unsere Ergebnisse sich nicht im geringsten in Einklang bringen lassen, so will ich gleich hier die

Beobachtungen von Stevens genauer besprechen. Stevens fand in den Spermatogonien 8 Chromosomen, in den beiden Reifungsspindeln 4, manchmal aber nur 3. Die Chromosomen der letztern sollen Yförmig sein und sich dadurch von den V- oder Uförmigen Chromosomen der Spermatogonien unterscheiden. Das Vorhandensein einer Quer- oder Reductionsteilung kann Stevens nicht feststellen. Aus ihren beigefügten Figuren lassen sich auch keine weitern Einzelheiten entnehmen. Bei allen von mir untersuchten Arten verläuft nun die Samenreifung ganz gleichartig, aber ganz anders als Stevens für *Planaria simplicissima* beschreibt, auch ist die Zahl der Chromosomen bei allen von mir untersuchten Arten konstant und gleich. Aus diesen Gründen, und auch weil die Mitteilung von Stevens sehr kurz ist, muß man vielleicht eine ausführlichere Bestätigung dieser merkwürdigen Verschiedenheit abwarten, bevor man aus ihr irgend welche Schlüsse zieht.

III. **Material und Methode.**

In ausführlicher Weise untersuchte ich nur *Planaria gonocephala* Dug., während *Dendrocoelum lacteum* Oerst., *Polycelis cornuta* O. Schm. und *nigra* Ehrbg. nur zum Vergleich herangezogen wurden. Alle Abbildungen sind nach Schnitten durch *Planaria gonocephala* gemacht. Die Untersuchungsmethode war dieselbe wie bei meiner Arbeit über die Eireifung des gleichen Objekts: Fixierung entweder mit heißem Sublimatgemisch nach Gilson-Petrunkewitsch oder mit Flemming-scher Lösung. Färbung mit Böhmer'schem Hämatoxylin und Pikrokarmin oder mit Eisenhämatoxylin nach Vorfärbung mit Bordeauxrot oder mit andern Kernfarbstoffen.

IV. **Untersuchungen.**

1. Entwicklung und Bau der Hodenfollikel.

Es dürfte vielleicht angebracht sein, der Beschreibung der Samenreifungsteilungen einiges über die Entwicklung und den Bau der Hodenfollikel im ganzen vorauszuschicken, da in den bisherigen Arbeiten über die Anatomie der Planarien dieser Punkt weniger oder nur teilweise berücksichtigt wurde. Die Entwicklung der Hoden läßt sich leicht an Schnitten durch eine Reihe verschieden alter Planarien verfolgen, doch genügen auch schon Schnitte durch

ein einziges gerade in die Samenproduktion eintretendes Exemplar, da man in solchen neben reifen Follikeln fast immer noch andere in allen Ausbildungsstufen antrifft. Die Hoden liegen bei *Planaria gonocephala* an der dorsalen Seite des Tiers und zwar fast in seiner ganzen Längenausdehnung; nur das vordere und das hintere Ende enthält keine. Auf dem Querschnitt durch ein Tier sind jederseits von der Mittellinie bis zu 7 oder 8 Follikel zu zählen.

Die erste erkennbare Anlage eines Hodenfollikels besteht in einer Ansammlung von großen bläschenförmigen Kernen, von denen jeder von einem dichtern Plasmahof umgeben ist; die genauere Struktur derselben wird weiter unten behandelt werden. Wir haben es also hier mit jenen Zellen zu tun, von welchen nach den übereinstimmenden Angaben von v. Wagner (1890), Chickhoff (1892), Keller (1894) und Curtis (1902) außer der Bildung der Geschlechtsorgane auch die Regeneration vor sich geht. Auch in meiner Arbeit über die Eireifung bei *Planaria gonocephala* konnte ich die Entstehung der Ovarien aus einer Zusammenlagerung dieser Zellen verfolgen. Ein näheres Eingehen auf diese theoretisch interessante Tatsache liegt außerhalb meines Themas, es sei nur kurz darauf hingewiesen, daß Keller (1894) annimmt, daß die oben gekennzeichneten Parenchymzellen — von ihm „Stammzellen“ genannt — direkt von den Blastomeren abstammen und mit den gewöhnlichen verästelten Bindegewebszellen nichts zu tun haben. Nach Keller muß man also annehmen, daß es nicht beliebige Zellen sind, von welchen die Regeneration und damit die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei den Planarien ausgeht, sondern gleichsam dafür aufgesparte, und daß ferner die gleichen Zellen auch alle Anlagen in sich tragen, welche sie befähigen zu Keimzellen zu werden. Die andern oben genannten Autoren, namentlich Curtis, drücken sich über den Ursprung dieser Stammzellen nicht so bestimmt aus und weisen auf Zwischenformen zwischen ihnen und den verästelten Bindegewebszellen hin; immerhin bleibt aber noch festzustellen, ob diese Zwischenformen darauf beruhen, daß die „Stammzellen“ aus den verästelten Bindegewebszellen entstehen oder vielleicht umgekehrt. Denn letzteres muß man nach Keller natürlich bei jeder Teilung und Regeneration der Planarien erwarten.

Die Anlage der Hoden ist erst dann deutlich, wenn die sie zusammensetzenden Zellen sich enger zusammengeschlossen haben, so wie es Fig. 1 zeigt; dieses engere Zusammenschließen beruht wahrscheinlich auf einer Vermehrung der „Stammzellen“, wenn man

auch Mitosen in den jungen Hodenanlagen ziemlich selten trifft. Eine Abgrenzung gegen das Parenchym besteht nur insofern, als das Protoplasma der Hodenzellen dichter strukturiert und stärker färbbar ist als das der Parenchymzellen in der Umgebung. Am Rand der Follikel liegen stets einige Zellen, von welchen es zweifelhaft ist, ob sie zum Hoden oder zum Parenchym zu rechnen sind. Im übrigen bilden die Zellen des Hodens selbst ein Syncytium; nur ausnahmsweise sind Zellgrenzen erkennbar in Form von Spalträumen, und diese sind dann wohl eher als Schrumpfungserscheinungen anzusehen. Wenn die Follikel heranreifen (Fig. 2), dann treten, wie auch übereinstimmend von allen Autoren angegeben wird, zuerst die in der Mitte liegenden Kerne in die Reifeteilungen ein, während die die Außenzone bildenden Kerne sich noch fortgesetzt vermehren. Durch letztern Prozeß und durch die Anlagerung neuer „Stammzellen" nehmen die Follikel an Größe zu. Schließlich treten zwischen den in der Mitte liegenden Spermatocyten Spalträume auf, so daß zuletzt ein Follikellumen entsteht, in welchem die Zellen einzeln liegen. Fig. 2 zeigt einen Schnitt mitten durch ein Hodenbläschen dieses Stadiums; die Wand des Bläschens ist von einer vielschichtigen Lage von Zellen gebildet, im Lumen sind einige Reifeteilungen und auch schon Spermatiden zu sehen. Mit der zunehmenden Reife der Follikel nehmen diese noch weiter beträchtlich an Größe zu, so daß sie auf dem Schnitt dicht gedrängt nebeneinander liegen. Ihr Lumen wird größer, und gleichzeitig nimmt die Dicke der Wand, wenigstens stellenweise, ab, da die Neubildung von Kernen durch Teilung der „Stammzellen" nicht gleichen Schritt hält mit dem Verbrauch an solchen zur Bildung von Spermatiden. In Fig. 3 ist ein Teil eines Schnitts durch ein ganz reifes Hodenbläschen abgebildet; an einer Stelle desselben fehlt die Wand vollkommen. Reifungsteilungen sind darin nicht mehr zu sehen, sondern nur noch Spermatiden auf verschiedenen Stadien der Umbildung zu Spermatozoen. Auf ihre auffallende büschelförmige Anordnung werde ich unten noch zu sprechen kommen. Deutliche Ausführungsgänge der Hodenbläschen habe ich ebensowenig wie die meisten der Autoren, welche sich mit der Planarien-Anatomie beschäftigt haben, erkennen können. Dagegen fand ich öfters ein Bündel Spermatozoen in gangförmigen, einer besondern Wand entbehrenden Hohlräumen des Parenchyms, welche mit den Lumina der Hodenbläschen kommunizierten.

Die meisten Reifeteilungen fand ich in Exemplaren, welche

gegen Ende des Winters fixiert waren; während der übrigen Jahreszeiten herrschten die Follikel von dem Aussehen der Fig. 3 vor.

2. Spermatogonien.

Ein Teil der sogenannten „Stammzellen", welche durch ihr Zusammentreten die erste Anlage eines Hodenfollikels bilden, scheinen unmittelbar zu Spermatocyten 1. Ordnung zu werden, ohne vorher eine oder mehrere Generationen von Spermatogonien zu liefern; denn wenn die Kerne einer Hodenanlage noch ganz locker liegen, befinden sich einige von ihnen schon in dem Synapsisstadium. Ein anderer Teil der „Stammzellen" durchläuft entweder eine oder vielleicht auch mehrere Teilungen, bevor schließlich die aus ihnen entstandenen Tochterkerne die Spermatocyten darstellen; dies wird durch das Vorkommen typischer mitotischer Teilungen in der Wand der Hodenfollikel bewiesen. In letzterm Fall sind die „Stammzellen" also als Spermatogonien zu bezeichnen, und deren Vermehrung bedingt das Wachstum der Hodenbläschen. Auch für die Entstehung der Oocyten 1. Ordnung der Planarien mußte ich (1906) die beiden Möglichkeiten annehmen. Für die richtige Beurteilung der Reifungsvorgänge ist hinsichtlich der Spermatogonien die Beantwortung folgender Fragen wichtig: 1. Sind in den ruhenden Spermatogonien die Chromosomen irgendwie an der Anordnung des Chromatins erkennbar? 2. Wieviel Chromosomen sind in den Spermatogonien vorhanden, zeigen sie Größenverschiedenheiten und welcher Art sind die letztern? 3. Wie verhalten sich die Tochterchromosomen während der Anaphase?

a) Spermatogonien im Ruhestadium (Fig. 5). Der Kern ist von rundlicher bis langgestreckter Gestalt und besitzt eine Membran, welche sich mit allen Kernfarbstoffen stark färbt. Das Chromatin ist in Form von Körnchen verteilt, welche teils der Kernmembran anliegen, teils im hell erscheinenden Kernraum ohne erkennbare Anordnung liegen. Die Körnchen sind meistens annähernd gleich groß, manchmal findet man unter ihnen auch größere Brocken. Ihre Form ist kuglig oder unregelmäßig polyedrisch. Die Zahl der Körnchen scheint nicht konstant zu sein, doch läßt sich das kaum mit Sicherheit feststellen. Ein Liningerüst konnte ich nicht erkennen. Stets ist ein sphärischer Nucleolus vorhanden, welcher von einem chromatinfreien Hof umgeben ist und meistens der Kernmembran genähert liegt; er färbt sich mit Böhmer'schem Hämatoxylin blaßblau, mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz. Das Kernkörperchen zeigt meistens eine homogene Beschaffenheit, oft aber enthält

es eine Vacuole. In dem Protoplasma des verhältnismäßig sehr kleinen Zellkörpers sind keine weitern Differenzierungen zu erkennen. Diese ruhenden Spermatogonien sind nur in den jüngsten Follikeln häufig, in ältern findet man sie nur noch am Rand. Sie gleichen übrigens vollkommen den oben besprochenen großen Parenchymzellen oder „Stammzellen".

b) Teilung der Spermatogonien (Fig. 6—8). Teilungsbilder der Spermatogonien findet man viel seltner als solche der beiden Generationen von Spermatocyten, da aber die starke Größenzunahme der Hodenfollikel sich nur durch eine beträchtliche Vermehrung der Spermatogonien erklären läßt, so muß man schließen, daß die Teilung derselben sehr rasch verläuft. Die Umbildung der oben beschriebenen Chromatinkörnchen zu den Chromosomen ließ sich nicht genauer verfolgen; ebenso kann ich über das Schicksal des Nucleolus während der Ausbildung der Teilungsspindel nichts Sicheres angeben. In dem Stadium des Monasters kann man bei Polansicht mit Sicherheit 16 winklig gebogene Chromosomen zählen (Fig. 6); da dieselben nahe beisammen liegen und sich infolgedessen meistenteils decken, sind die Abbildungen weniger deutlich als die Präparate selbst. In Eisenhämatoxylinpräparaten sind die Chromosomen, wie Fig. 6 zeigt, häufig keulenförmig verdickt, doch tritt das bei Färbung mit Böhmer'schem Hämatoxylin nicht hervor. Letztere Präparate lassen aber meistenteils eine Längsspaltung der Chromosomen erkennen. Es sind unter den Chromosomen eines Kerns deutliche Größenunterschiede vorhanden, für welche perspektivische Verkürzung oder die Annahme einer Kontraktion der einzelnen Chromosomen nicht zur Erklärung ausreicht. Ich habe aber weder das Vorkommen einer konstanten Zahl größerer und kleinerer Elemente noch das Vorhandensein je 2 gleich großer feststellen können. Die Tochterchromosomen sind während der Metaphase ungefähr halb so dick wie die Mutterchromosomen, im übrigen erscheinen aber die Chromosomen oft infolge stärkerer Färbung, namentlich in Eisenhämatoxylin-Präparaten, abnorm dick (Fig. 8). Zuweilen findet man auf Stadien, wo die Tochterchromosomen schon an die Pole gerückt sind, von dem einen oder dem andern Tochterkern aus lange, aus einzelnen Körnchen zusammengesetzte Chromatinfäden sich bis nahe an den Äquator der Spindel hin erstrecken; das scheint für eine dehnbare Beschaffenheit der Chromosomen zu sprechen. In den Tochtersternen ist die Feststellung der Zahl der Chromosomen infolge ihrer gedrängten Lagerung sehr schwierig; doch findet man

stets wenigstens annähernd die zu erwartende Zahl 16. Die auch nicht seltner zu beobachtende Teilung der großen Kerne des Parenchyms verläuft ebenso wie die der Spermatogonien; namentlich ist die Chromosomenzahl dieselbe.

c) Anaphase. An den Spindelpolen drängen sich die Chromosomen zu einer kalottenförmigen Masse zusammen, welche ihre Zusammensetzung aus einzelnen Chromosomen oft nur noch durch die frei hervorstehenden Enden der Schleifenschenkel erkennen läßt. Dann werden die Konturen der letztern zackig, und die Chromosomen verlängern sich zu Fäden, welche aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt erscheinen. Es tritt nun um den Tochterkern herum ein heller Raum auf; in diesem liegen also die Schleifen derart, daß die Umbiegungsstellen nach einer Seite des Kerns, die freien Enden nach der andern sehen (Fig. 9). Die Anaphase ist beendet, wenn der ganze Kernraum von einem dichten Chromatingerüst ausgefüllt ist, welches die fädige Anordnung nur noch undeutlich zeigt, so daß das Chromatin wieder in Form von Körnchen verteilt erscheint. In diesen Kernen sind natürlich die 16 Chromosomen nicht mehr zu erkennen. Der Nucleolus ist auf diesem Stadium schon wieder neu aufgetreten (vgl. unten).

Es bleibt noch zu erwähnen, daß die Centrosomen der eben geschilderten Teilungsspindel während der dicentrischen Wanderung der Chromosomen eine Teilung erfahren (Fig. 7); später vereinigen sich aber beide Hälften anscheinend wieder, denn im Stadium der Fig. 8 findet man an jedem Pol nur ein Centrosom, welches aber durch seine längliche Gestalt mehr oder weniger deutlich seinen Doppelcharakter anzeigt. Woher die Centrosomen der Spermatogonien stammen, konnte ich ebensowenig feststellen wie ihr Schicksal, wenn die Tochterkerne sich in ein Chromatingerüst umbilden. Im Zellkörper sind sie nicht mehr nachweisbar.

3. Erste Reifungsteilung.

Die Hauptmasse der Kerne, welche in der Wand eines heranreifenden Hodenbläschens liegen, sind Spermatocyten 1. Ordnung. Ihr Chromatin befindet sich auf den verschiedenen durch alle wünschenswerten Zwischenstufen verbundenen Umwandlungsstadien zu den Chromosomen der 1. Reifungsspindel. Den Vorgang dieser Umwandlung kann man in folgende Stadien einteilen:

a) Jüngste Spermatocyten 1. Ordnung (Fig. 10). Ihre Kerne sind hervorgegangen aus den Tochterchromosomen der letzten

Teilung einer Spermatogonie, welche, wie oben angegeben, durch Verlängerung und dadurch, daß sie das Aussehen einer Zusammensetzung aus einzelnen hintereinander gereihten Körnchen oder Microsomen angenommen haben, in ein Kerngerüst übergegangen sind, welches folgende Eigenschaften hat: Das Chromatin erscheint zunächst in Form von einzeln liegenden, ungefähr gleichgroßen Körnchen angeordnet, welche dicht gedrängt den ganzen Kernraum erfüllen. Eine Kernmembran ist nicht vorhanden. Zuweilen ist der Kernraum nicht vollständig mit Chromatin erfüllt, sondern es bleibt ein heller Randbezirk chromatinfrei, der meistens nur auf einer Kernseite ausgebildet ist; doch dürfte das wohl nur auf einer Schrumpfung des Chromatingerüsts oder des Zellplasmas beruhen. Wenn man nun das Chromatin genauer betrachtet, erkennt man, daß die Körnchen nicht einzeln liegen, sondern daß sie mit Nachbarkörnchen zu kurzen Fädchen aneinander gereiht sind. Auf längere Strecken lassen sich diese Fädchen aber nicht verfolgen. In Fig. 10 ist die Vereinigung der Körnchen zu Fädchen angedeutet durch hellere Partien, welche also die nicht in der Einstellungsebene liegenden und daher unscharf erscheinenden Körnchen bedeuten sollen. Ein achromatisches Kerngerüst habe ich nicht mit Sicherheit erkennen können. Der Nucleolus ist wieder, wenigstens in Eisenhämatoxylin-Präparaten, deutlich sichtbar, und auch hier meistens von einem chromatinfreien Hof umgeben, in den mit Böhmer'schem Hämatoxylin gefärbten Schnitten wird das blasse Kernkörperchen fast immer durch das Chromatin verdeckt. Wie es sich in diesen Kernen wieder gebildet hat, konnte ich trotz aller darauf verwandten Mühe nicht herausbringen.

b) Umwandlung in das Stadium der dünnen Chromatinfäden (Fig. 11—13). In andern Kernen finden wir in der Hauptsache dieselbe Anordnung des Chromatins, mit der einzigen Ausnahme, daß die Mehrzahl der geschilderten Fädchen nach einem Punkt der Kernmembran hin gerichtet sind; in der Nähe dieses Punkts liegt das Kernkörperchen. Solange die Fädchen noch so dicht gedrängt liegen wie in Fig. 11, ist diese Anordnung nur wenig auffallend; je mehr aber die Fadenstruktur des Chromatins sich ausbildet, desto deutlicher sieht man die einzelnen Fadenabschnitte, wenigstens die meisten derselben, nach dem Nucleolus hin gerichtet (Fig. 12). Und solche Zwischenstufen führen schließlich zu Kernen, wie einer in Fig. 13 dargestellt ist: das ganze Chromatin ist in Form einer Anzahl von Fäden vereinigt, deren Zahl sich mit Sicherheit nicht angeben läßt, doch mögen es zwischen 10 und 20 sein.

Nur davon konnte ich mich überzeugen, daß die einzelnen Fäden sich nicht zu einem zusammenhängenden Spirem vereinigen, sondern es sind freie Endigungen vorhanden; und zwar bestehen die Fäden mindestens in sehr vielen Fällen aus einer Schleife, deren freie Schenkel nach dem Nucleolus hin gerichtet sind, während die Umbiegungsstelle nach der entgegengesetzten Seite sieht. Die einzelnen, kleinern, scheinbar nicht zu einem Faden gehörenden Chromatinpartikel, welche man in Fig. 13 sieht, gehören dennoch zu solchen, nur waren sie in dem Gewirr von Fäden nicht weiter zu verfolgen; überhaupt konnten in keiner der Figuren dieses Stadiums alle Fadenschleifen eingezeichnet werden. Fig. 14 stellt einen optischen Querschnitt durch eine ähnliche Spermatocyte dar, wobei die Schnittebene so gelegt zu denken ist, daß sie die Schleifenschenkel senkrecht trifft. Die Punkte der Fig. 14 sind also die Querschnitte der einzelnen Schleifenschenkel. Im Präparat ist das Bild nicht so deutlich, da die meisten Schenkel in Wirklichkeit mehr oder weniger schräg zur Schnittebene verlaufen und daher die nicht in der Einstellungsebene befindlichen Fadenteile ebenfalls noch, aber unscharf, sichtbar sind. Man sieht in Fig. 14 nun 32 Punkte, bei anderer Einstellung ist die Zahl etwas größer oder kleiner, immer aber etwa 30. Nehmen wir an, daß in einem Kern dieses Stadiums 16 Schleifen vorhanden sind, so müßten wir auf einem Schnitt durch ihn, welcher die Schenkel aller Streifen einmal trifft, gerade 32 Punkte zählen können; würde eine Schleife mehrmals getroffen sein oder eine gar nicht, so würden wir natürlich entweder mehr oder weniger Punkte finden.

c) Umwandlung in das Stadium der dicken längsgespaltenen Chromatinfäden. — Synapsis (Fig. 15—22). Zwischen den oben beschriebenen Kernen finden sich zahlreiche andere, welche sofort dadurch auffallen, daß ihre Chromatinschleifen nicht dünn und einfach, ferner in so großer Zahl vorhanden sind, sondern dicker, ungefähr doppelt so dick wie die oben beschriebenen, ferner längsgespalten und in viel geringerer Anzahl vorhanden. Diese sind nun deshalb als die Kerne weiter entwickelter Spermatocyten aufzufassen, weil die allmähliche Umwandlung ihrer Chromatinschleifen in die definitiven Chromosomen der 1. Reifungsspindel in allen Zwischenstufen verfolgt werden kann. Es handelt sich nun darum, festzustellen, wie aus den dünnen Schleifen die dicken längsgespaltenen hervorgehen, und das läßt sich, obwohl die Zwischenstufen nicht häufig und daher mir lange Zeit entgangen sind, mit

Sicherheit erreichen. Zunächst kann man konstatieren, daß sich keine Kerne finden, deren Chromatinfäden hinsichtlich ihrer Dicke zwischen den dünnen ungespaltenen und den dicken längsgespaltenen Fäden stehen, sondern es sind immer nur entweder die einen oder die andern vorhanden. Man sieht aber nicht selten Kerne, welche sowohl die dicken längsgespaltenen wie die dünnen ungespaltenen aufweisen, und häufig verlaufen in solchen Kernen je 2 dünne Fäden einander parallel oder setzen sich gemeinsam in einen dicken längsgespaltenen Faden fort. Fig. 15 zeigt 2 nebeneinander liegende derartige Kerne, in denen ich aber die Fäden nicht ganz verfolgen konnte, da es deren immer noch sehr viele sind und sie noch ziemlich wirr durcheinander liegen. Aus diesen Beobachtungen scheint mir nun hervorzugehen, daß die dünnen Fadenschleifen sich nicht allmählich verdicken und dann der Länge nach teilen, sondern die dicken längsgespaltenen Chromatinfäden sind entstanden durch Zusammenlegen von je 2 dünnen Schleifen. Noch andere Beobachtungen sprechen für diese Auffassung: Fig. 17 stellt einen Kern dar, welcher nur die dicken Chromatinschleifen enthält; da der Kern nur etwa 6—7 μ dick ist, so ist er, wie sehr viele andere, in jedem Präparat durch das Mikrotommesser nicht verletzt, da die Schnittdicke 7.5 und 10 μ betrug. Da nun die dicken Schleifen lange nicht mehr so dicht gedrängt liegen wie die dünnen, so kann man in solchen Kernen ihre Zahl mit Sicherheit feststellen dadurch, daß man einen derartigen Kern mit dem Zeichenapparat genau kopiert. Man kann sich nun überzeugen, daß es gerade 8 Schleifen sind. Um diese Zahl besser übersehen zu können, sind von den 8 Schleifen eines Kerns 4 in Fig. 18 und die andern 4 in Fig. 19 abgebildet. So deutlich ist natürlich die Zahl der Schleifen nicht immer festzustellen: infolge Durchschneidens eines Kerns oder ungünstiger Lage desselben (Fig. 16) ist es in den meisten Fällen unmöglich, sie festzustellen. Auch die dicken längsgespaltenen Fäden stellen also, wie die dünnen des vorhergehenden Stadiums, Schleifen dar, deren Schenkel nach einer Stelle des Kerns konvergieren, während die Umbiegungsstellen nach der entgegengesetzten Seite sehen. Ferner kann man sich hier noch besser wie auf dem vorher geschilderten Stadium überzeugen, daß die Schleifen kein zusammenhängendes Spirem bilden, sondern isolierte Fadenstücke sind. In Fig. 20 ist ein Kern von der Seite gesehen gezeichnet, nach welcher die Schleifenenden konvergieren; man sieht hier zwar nicht die zu erwartende Zahl von 16 freien Fadenenden, aber doch 15, und das

läßt sich ja dadurch erklären, daß ein freies Ende nicht so weit reicht wie die andern oder zufällig verdeckt wird. Fig. 21 u. 22 zeigen 2 Kerne des gleichen Stadiums, die Abbildungen sind zu verstehen wie die oben erklärte Fig. 14. Man findet hier aber nicht ungefähr 32 Fadenquerschnitte, sondern nur ungefähr die Hälfte, nämlich 16 oder 17. Die eben angeführten Beobachtungen sprechen natürlich sehr dafür, daß sich die Zahl der Schleifen reduziert hat, und zwar von 16 auf 8, und das muß ja eintreten, wenn die Chromatinfäden sich paarweise aneinander legen. In meiner Untersuchung über die Entwicklung der Chromosomen in den Oocyten von *Planaria* habe ich die Möglichkeiten, wie die Verminderung der Chromatinfäden von 16 auf 8 zustande kommen kann und wie daher die dicken längsgespaltenen Chromatinschleifen sich bilden können, ausführlich erörtert. Und die dort angeführten Überlegungen haben meines Erachtens auch für die Entstehung der Doppelfäden in den Spermatocyten vollständige Gültigkeit. Wir können daher zusammenfassend sagen, daß sich auch in den Spermatocyten der Planarien je 2 dünne Fadenschleifen der Länge nach zu einem dicken Doppelfaden aneinander legen, sodaß aus 16 Einzelfäden 8 Doppelfäden entstanden sind. Diese paarweise Vereinigung zweier Chromosomen, denn als solche müssen wir die Einzelfäden auffassen, stellt das Synapsisstadium dar.

Die Längsspalte der Chromosomen ist in einigen der Kerne recht deutlich zu sehen, z. B. in Fig. 18 und 19; die Fäden sehen oft aus, als ob sie aus einer großen Zahl sehr kleiner Kettenglieder zusammengesetzt seien, so wie sie z. B. auch Schockaert (1902) für die Oocyten von *Thysanozoon brocchii* beschrieben hat. In andern Kernen, z. B. in Fig. 17, ist die Längsspalte fast oder gar nicht zu sehen. Obwohl dies in den meisten Fällen auf etwas zu intensiver Färbung beruhen dürfte, möchte ich doch annehmen, daß die Einzelfäden sich zu einer gewissen Zeit dichter aneinander legen als später; denn mit der weitern Ausbildung der Doppelchromosomen wird, wie unten zu zeigen ist, diese innigere Vereinigung wieder rückgängig gemacht. Es ist noch nachzutragen, daß man eigentlich erwarten sollte, in den quergetroffenen Doppelfäden der Fig. 21 u. 22 eine Spalte zu finden; bei genauer Betrachtung der Präparate glaubt man auch tatsächlich eine solche zu sehen, aber sie läßt sich in der Zeichnung schwer ohne Übertreibung wiedergeben.

Endlich sind an den Figg. 17—19 noch die auffallenden Unterschiede in der Länge der Doppelfäden eines Kerns zu bemerken;

besonders auffallend ist das in Fig. 18 u. 19 zu sehen. Die kürzern Fadenschlingen sind ebenso dick wie die längern, und wenn man daher eine verschieden starke Kontraktion als Ursache der Längenunterschiede ansehen wollte, so müßte diese Kontraktion ohne Dickenzunahme der Fäden vor sich gehen. Vergleicht man Fig. 18 u. 19 mit Fig. 17, so kann man aber auch keinen Anhaltspunkt für die Annahme finden, daß die Größenunterschiede zwischen den Schleifen in jedem Kern gleich und konstant sind; allerdings lassen sich diese nicht messen, sondern nur schätzen.

d) Das Schicksal des Nucleolus (Fig. 23—25). Das Kernkörperchen ist, wie schon erwähnt, in allen mit Böhmer'schem Hämatoxylin (und auch mit andern Kernfarbstoffen) behandelten Schnitten infolge seiner blassen Färbung durch das dicht gedrängte Chromatin meistens verdeckt, namentlich dann, wenn das Chromatin in Fadenform angeordnet ist; nur in Eisenhämatoxylin-Präparaten ist es noch im Stadium der Synapsis deutlich erkennbar. Bei sehr starker Schwärzung des Chromatins tritt der Nucleolus aber auch hier nicht hervor, teils weil er vom Chromatin verdeckt wird, teils weil er von einem optischen Fadenquerschnitt nicht mit Sicherheit unterschieden werden kann. Er hat nun die bemerkenswerte Eigenschaft, die tiefschwarze Färbung auch dann noch beizubehalten, wenn durch die Differenzierung mit der Eisensalzlösung das Chromatin vollkommen entfärbt ist. Seine Veränderungen lassen sich daher an solchen Präparaten gut verfolgen, in denen alles nur noch die Bordeauxfarbe hat mit Ausnahme des tiefschwarzen Nucleolus (Fig. 23—25). In dem Stadium der Spermatocyten, wo das Chromatin noch nicht die oben beschriebenen dünnen Schleifen bildet, ist der Nucleolus stets einheitlich (Fig. 23). Im Stadium der dünnen Chromatinschleifen liegt er immer in der Nähe der freien Schleifenenden und zeigt hier häufig eine Einschnürung, also den Beginn einer Zweiteilung (Fig. 24). Haben sich die dünnen Schleifen paarweise zu den dicken vereinigt, so ist das Kernkörperchen fast immer in 2 nebeneinander liegende kuglige Körnchen zerfallen (Fig. 25). Die Teilung kann aber auch schon auf viel frühern Stadien eintreten. Was weiter mit dem Nucleolus geschieht, ließ sich nicht feststellen, vielleicht leitet sich das im Zellplasma der Fig. 18 liegende Körnchen von einem der Teilstücke ab. Diese scheinen also aus dem Kern entfernt zu werden.

e) Ausbildung der Chromosomen (Fig. 26—41). Die Kerne, deren „dicke" Chromatinschleifen keine Andeutung einer

Längsspaltung zeigen, wie Fig. 17, sind verhältnismäßig selten. In den meisten ist die Längsspalte sehr deutlich, und solche Kerne leiten vermittelst aller erdenklichen Übergangsstufen zu jenen über, in welchen 8 je ein Fadenpaar darstellende Chromosomen zu finden sind. Die Längsspalte wird dadurch deutlicher, daß sich die Einzelfäden auf längere Strecken voneinander trennen. In Fig. 28 sind einige der Fäden eines solchen Stadiums abgebildet, ebenso in Fig. 27. Während also die Doppelfäden vorher aus zahlreichen, ziemlich gleich großen, aber sehr kleinen Kettengliedern zusammengesetzt erschienen, haben sie jetzt die Form einer Kette mit größern, unregelmäßigen und ungleich großen Gliedern. Noch auf dem Stadium der Fig. 17—19 waren die Schleifen deutlich aus Microsomen zusammengesetzt; dieses Aussehen verlieren sie jetzt und gehen gleichzeitig eine Reihe anderer Veränderungen ein: Erstens werden ihre Konturen glatt, zweitens nehmen sie beträchtlich an Dicke zu und drittens geht damit Hand in Hand eine Verkürzung der Schleifen; man hat dabei oft den Eindruck, als ob die freien Enden der Schleifen an der Stelle, nach welcher sie konvergieren, festgehalten werden, so daß sich das gesamte Chromatin nach dieser Seite des Kerns zusammendrängen muß. Diese Konzentrierung des Chromatins ist zuweilen so stark, daß ein unentwirrbarer Knäuel entsteht, in welchem die einzelnen Doppelfäden nicht mehr zu erkennen sind. Es muß zweifelhaft bleiben, ob diese Zusammendrängung zu den normalen Entwicklungsvorgängen des Chromatins gehört oder ob es nicht entweder ein pathologisches Vorkommnis (Degenerationserscheinung) oder ein Kunstprodukt ist. Aus der Beobachtung, daß diese dichten Knäuel in manchen Präparaten gehäuft vorkommen, möchte ich auf letzteres schließen. Auch Janssens (1905) ist der Ansicht, daß die Zusammenballung des Chromatins in den Kernen, das Synapsisstadium verschiedener Autoren, auf einer ungenügenden Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit beruht.

Bisher hatten die Doppelchromosomen noch dieselbe Anordnung wie früher, die Enden nach einem Punkt gerichtet, die Umbiegungsstellen nach der entgegengesetzten Seite. Diese Anordnung geht nun verloren. In Fig. 30 kann man annähernd 8 Doppelfäden unterscheiden, welche ziemlich regellos im Kernraum verteilt sind. In den Spermatocyten dieses Stadiums beginnt aber auch die helle Kernvacuole, in welcher das Chromatin bisher alle seine Veränderungen durchgemacht hat, zu schwinden, und dadurch kommen die Doppelfäden in das Zellplasma selbst zu liegen. Eine Kernmembran war

wie oben schon erwähnt, in den Spermatocyten zu keiner Zeit zu sehen.

Wenn die Chromatinelemente sich auf diese Weise in der Spermatocyte unregelmäßig verteilen, stellen sie Doppelfäden dar, deren beide Einzelfäden 1, 2 oder 3mal umeinander herumgewickelt sind: die Enden der beiden Einzelfäden sind meistens nicht miteinander verklebt. Von einer Längsspaltung innerhalb der Einzelfäden ist (wenigstens bei *Planaria gonocephala*) nichts zu erkennen.

Nun beginnen eine Reihe von Umformungen, wie sie auch schon von andern Objekten mit heterotypischen Teilungsfiguren beschrieben wurden. Der Ausgangspunkt ist die Form der eben beschriebenen Fadenpaare, das Endstadium wird von den Chromatinelementen der Äquatorialplatte der 1. Reifungsteilung dargestellt. Dazwischen liegen eine Menge von Übergangsformen, von welchen die charakteristischsten in der Textfigur A zusammengestellt sind. Es kommen zunächst die schon geschilderten umeinander gewickelten Fadenpaare mit freien oder verklebten Enden vor (a und b). Weiter finden sich Fadenpaare, welche sich mit ihren Enden nur noch überkreuzen (c) oder sich überhaupt nur noch an einer Stelle anliegen (d).

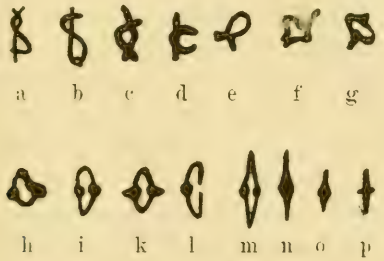


Fig. A.

Dann kommen die bekannten Ringfiguren vor, entstanden dadurch, daß die Einzelfäden mit ihren Enden verkleben: die Verklebungsstelle zeigt entweder noch deutlich die Zusammensetzung aus zwei Enden, oder sie stellt nur eine knopfförmige Verdickung des Rings dar. Diese Ringfiguren sind entweder unregelmäßig (e bis h), oder, wenn sich die Spermatocyte der Ausbildung der Äquatorialplatte nähert, regelmäßig geformt (i und k). Der Längsdurchmesser dieser Figuren schneidet die Mitten zwischen den Verklebungsstellen, derjenige der frühern Figuren (c bis f) die Verklebungsstellen selbst. In der Äquatorialplatte findet man die Chromosomen meistens als

sehr langgestreckte und spitzausgezogene Gebilde, welche nur manchmal noch ein Lumen erkennen lassen (m bis p). Zuweilen ist die eine Verklebungsstelle vorzeitig aufgerissen (l). Etwas anders erscheinen die Chromosomen in den mit Eisenhämatoxylin überfärbten Schnitten (Fig. 33); sie sind viel dicker und plumper als die normal gefärbten; je zarter gefärbt wird, desto graziler erscheinen sie. Komplizierter sehen die Chromosomen natürlich dann aus, wenn man sie in Polansicht zu sehen bekommt.

Es frägt sich nun, ob alle im Vorstehenden beschriebenen Chromatinfiguren Etappen eines Umbildungsprozesses der umeinander gewickelten Fadenpaare in die spitz ausgezogenen Ringe der Äquatorialplatte sind, welches die Reihenfolge der Stadien ist, ferner ob nicht vielleicht einige der Figuren Kunstprodukte sind. Im allgemeinen ist letzteres wohl nicht der Fall, und es werden in der Hauptsache, wie von Schockaert (1902) und andern Autoren angegeben wurde, zwei Faktoren sein, welche ihre Form bestimmen: erstens die Adhäsion der Einzelfäden an ihren Enden und zweitens der Zug der Spindelfasern. Es scheint mir aber zweifelhaft, ob die beiden Faktoren allein zur Erklärung genügen, denn schon das Vorkommen der umeinander gewickelten Fadenpaare und ihr Umbildungsprozeß, bevor sie sich in der Äquatorialebene anordnen, machen es wahrscheinlich, daß auch innerhalb der Chromosomen selbst irgend welche formbestimmende Eigenschaften vorhanden sind. Die Reihenfolge der Chromatinfiguren in dem Umbildungsprozeß ist wahrscheinlich die in der Textfig. A eingehaltene; denn je zerstreuter die Chromosomen noch in der Spermatocyte liegen, desto häufiger finden sich die am Anfang der Reihe stehenden Formen, und je mehr sich die Spermatocyte der Ausbildung der Äquatorialplatte nähert, desto zahlreicher sind die langgestreckten Ringe vorhanden. In der fertigen 1. Reifungsspindel sind endlich nur solche zu sehen (Fig. 34 u. 35).

Ein eigenartiges Verhalten der Chromosomen zeigt Fig. 36, welches nicht so ganz selten ist und ein Licht auf die Zusammensetzung der Chromosomen wirft; Fig. 36 stellt eine Spermatocyte im Stadium der Äquatorialplatte dar; es sind nur 6 Chromosomen eingezeichnet, da die andern das Bild undeutlich machen würden. 4 dieser Ringe sind sehr stark verlängert, zugleich sind sie schwächer gefärbt und sehen aus, als ob sie aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt seien. Ich glaube, man darf annehmen, daß sie durch Zug der Spindelfasern oder sonst irgendwie gedehnt sind und infolge dieser Dehnung

wieder die Zusammensetzung aus Microsomen zeigen, welche die Chromatinschleifen vor ihrer Verkürzung aufwiesen. Etwas ähnliches konnte man auch bei der Teilung der Spermatogonien beobachten (s. o.), und man darf daher vielleicht aus dieser Dehnung und aus der Kürze, welche die Tochterchromosomen später nach der Teilung der Ringe zeigen, auf eine elastische Beschaffenheit der Chromosomen schließen, welche ihnen gestattet, sich nach einer erlittenen Dehnung wieder zu verkürzen. Eine gleiche Vermutung äußert auch Schockaert (1902).

f) Größenunterschiede der Chromosomen. In Fig. 30 bis 35 sind entweder alle oder einige der Chromosomen einer Spermatocyte 1. Ordnung in ihrer natürlichen Lage gezeichnet, und in Fig. 37—41 sind alle Chromosomen einiger anderer Spermatocyten der bessern Übersicht halber nebeneinander abgebildet. Ein Blick auf diese Figuren zeigt nun ohne weiteres die auffallenden Größenunterschiede zwischen den Chromosomen eines und desselben Kerns. Zum Teil beruhen dieselben, wie besonders aus der Fig. 36 zu ersehen war, vielleicht auf einer verschieden starken Kontraktion. Diese allein kann aber die Größenunterschiede schwerlich bewirken, wie z. B. aus einer Vergleichung des größten Chromosoms der Fig. 37 mit dem kleinsten hervorgeht. Ferner spielt dabei auch die scheinbare Verkürzung der Chromosomen infolge ihrer verschiedenen Orientierung zur Schnittebene eine Rolle; um diesen Faktor soweit als möglich auszuschließen, habe ich vermieden, die Chromosomen solcher Spermatocyten abzubilden, die in Polansicht gesehen sind. Die Größenunterschiede sind nun so stark, daß nicht von der Hand gewiesen werden kann, daß sie wirkliche, nicht nur scheinbare sind. Damit stimmt auch das überein, was über die Chromosomen der Spermatogonien und über die dicken längsgespaltenen Chromatinschleifen der Spermatocyten im Synapsisstadium gesagt wurde. Eine andere Frage ist aber die, ob bei unserm Objekt in jeder Zelle gleichstarke, also konstante Größenunterschiede zu erkennen sind, und meines Erachtens sind solche bei den Planarien auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit nicht zu beobachten. Wohl kann man überall eine Gruppe größerer Chromosomen und eine kleinerer auseinanderhalten; aber 1. sind immer Übergänge zwischen beiden Gruppen vorhanden, und 2. ist in der einen Spermatocyte die eine Gruppe zahlreicher, in einer zweiten die andere. Schließlich fällt noch auf, wenn man die Figg. 37 u. 38 hinsichtlich der Größe der Chromosomen vergleicht, daß in der ersten Figur die Chromatin-

elemente durchschnittlich kleiner sind als in der zweiten; selbstverständlich sind alle Figuren genau bei derselben Vergrößerung gezeichnet. Die abnorme Massigkeit der Chromosomen der Fig. 33 ist, wie ich schon erwähnt habe, auf Rechnung der Überfärbung mit Eisenhämatoxylin zu setzen.

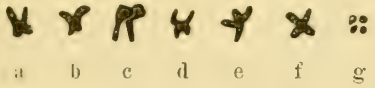
g) Teilung der Chromatinringe (Fig. 42). Die Teilungsbilder der Ringe trifft man relativ sehr selten, daher dürfte diese Phase sehr schnell vor sich gehen, da die Tochtersterne wieder beinahe ebenso massenhaft in den Präparaten zu sehen sind wie das Stadium der Äquatorialplatte. Die Ringe teilen sich, indem sich ihre Hälften an den Verklebungsstellen, welche stets noch zu erkennen sind, voneinander lösen. Oft ist die eine Verklebungsstelle schon gelöst, während die andere noch festhält (Fig. 34). Fig. 42 zeigt eine sich teilende Spermatocyte 1. Ordnung, in welcher alle Ringhälften sich schon voneinander gelöst haben und etwa Vförmige Gebilde darstellen, die sich während der Polwanderung verkürzen. Leider sind diese Stadien sehr unübersichtlich, so daß ich keine vollkommenen Bilder geben kann. In Fig. 42 sind auf der einen Seite 8, auf der andern 7 Chromosomen sichtbar. Stets findet man schon während der dicentrischen Wanderung eine Andeutung einer Längsspaltung der Ringhälften, daran kenntlich, daß die Vförmigen Chromosomen nicht 2 freie Enden zeigen, sondern deren 4 oder wenigstens 3. In Fig. 42 ist das bei 4 der Chromosomen deutlich der Fall und kann daher nicht darauf beruhen, daß 2 zufällig nebeneinander liegende Chromosomen ein einziges längsgespaltenes Element vortäuschen. Einmal sah ich auch die Längshälften der Chromosomen schon während der Metaphase vollkommen getrennt; leider aber habe ich versäumt, die betreffende Stelle im Präparat aufzuschreiben, und später konnte ich sie nicht wieder finden. Weder an den Einzelfäden der spätern Synapsisstadien noch an den Ringen war mit Sicherheit eine Längsspaltung zu bemerken, während ich dies in den Oocyten des gleichen Objekts sehr deutlich konstatieren konnte.

h) Die Centrosomen. Auf die achromatische Figur näher einzugehen, liegt nicht im Thema dieser Arbeit. Es gelang mir auch nicht, die Centrosomen mit Sicherheit zu erkennen, bis die Chromosomen in der Äquatorialebene angeordnet waren. Auf frühern Stadien konnte ich nur in einzelnen Fällen im Plasma Körnchen finden, welche man als Centrosomen ansprechen könnte, ohne daß ich aber dafür sichere Beweise anzuführen imstande bin. An den

Spindelpolen sind die Centrosomen sichtbar als ein kleines, etwas längliches Gebilde, von dem die nur undeutlich erkennbaren Spindelfasern ausgehen. In spätern Stadien der 1. Reifungsteilung hat sich jedes Centrosom in 2 Körnchen geteilt.

4. Zweite Reifungsteilung.

Am Ende der Metaphase der 1. Reifungsteilung sind die Vförmig gestalteten Ringhälften dicht an den Spindelpolen zusammengedrängt und lassen wenigstens bei der Ansicht von der Seite weder die Zahl noch die Längsspaltung der Chromosomen erkennen, so daß ein ganz ähnliches Bild entsteht wie am Schluß der Teilung einer Spermatogonie. Ein Ruhestadium schließt sich an die 1. Reifungsteilung nicht an, sondern die Chromosomen verkürzen sich und bilden dann sofort die Äquatorialplatte der 2. Reifungsteilung. Dabei rücken die Chromosomen wieder etwas auseinander, so daß man in Polansicht meist recht gute Bilder erhält; man findet dann 8 doppelte Chromatinelemente (Fig. 43 u. 44), welche recht komplizierte und mannigfache Figuren bilden, so daß ihre Deutung ohne die Kenntnis der schon während der vorhergegangenen Metaphase aufgetretenen Längsspaltung der Ringhälften sehr schwierig sein würde. Häufig sind 2 kurze, nebeneinander liegende Stäbchen vorhanden (2 der Chromosomen in Fig. 43 und Textfig. B a). Man könnte sich diese



a b c d e f g

Fig. B.

leicht dadurch entstanden denken, daß das Vförmige Chromosom an der Knickungsstelle quergeteilt wurde, wie Van der Stricht (1898) es z. B. bei der Eireifung von *Thysanozoon brocchi* annahm. Eine genauere Prüfung zeigt aber fast stets, daß die Form der geraden Stäbchen nur vorgetäuscht wird und daß es sich um zwei nebeneinander liegende, gebogene oder Vförmige Gebilde handelt: sie erscheinen deshalb stäbchenförmig, weil sie sehr kurz sind und ungünstig liegen. In andern Fällen sieht man die beiden nebeneinander liegenden gebogenen Stäbchen deutlicher, wenn man sie nämlich schräg von der Seite zu Gesicht bekommt (1 Chromosom der Fig. 43). Ferner kommen auch Doppelchromosomen vor, welche ebenfalls zuerst den Eindruck hervorrufen, als ob sie durch Querteilung eines V

entstanden seien (Textfig. Bb); es sind aber auch hier die durch Längsspaltung entstandenen Hälften derselben, also wieder Vförmige Chromosomen, deren Schenkel einen größern Winkel bilden und die sich mit nur einem ihrer Schenkel noch anliegen. Noch schwieriger sind auf den ersten Blick solche Gebilde zu deuten, welche aus 4 im Quadrat nebeneinander liegenden Körnchen zu bestehen scheinen und so ganz den Eindruck einer Vierergruppe machen (Textfig. Bg). Durch Heben oder Senken des Tubus kann man aber stets feststellen, daß die 4 Körnchen paarweise zusammenhängen und daß es sich auch hier nur um 2 nebeneinander liegende Vförmige Tochterchromosomen handelt, deren Enden die 4 Körnchen der scheinbaren Tetrade vortäuschen, wenn nur sie eingestellt sind. Sehr häufig sind ferner mehr oder weniger regelmäßige Kreuze (Textfig. Bf): Sie würden die Deutung zulassen, daß sie durch paarweises Aneinanderlegen der Vförmigen Ringhälften an ihren Knickungsstellen nach der 1. Reifungsteilung entstanden seien. Nimmt man aber das an, so würde man z. B. in Fig. 43 zu viel Chromosomen zählen, mehr als 8. Daher muß man sie so deuten, daß sie die 2 durch Längsspaltung entstandenen Tochterchromosomen der 2. Reifungsteilung darstellen, welche an der ursprünglichen Knickungsstelle ihres Mutterchromosoms noch eine Zeitlang zusammenhängen. In andern Fällen haben sich die Tochterchromosomen schon ganz getrennt und bilden ebenfalls Kreuze, aber dadurch, daß sie schräg übereinander liegen (Textfig. Be). Außer diesen sehr häufigen und charakteristischen Chromatinfiguren kommen noch viele andere und sehr mannigfache vor, welche sich aber immer auf die eine oder andere Weise als durch Längsspaltung entstanden erklären lassen. Um zusammenzufassen, sind also die 16 Einzelchromosomen der Äquatorialplatte der 2. Reifungsteilung als die Tochterchromosomen der 8 Ringhälften aufzufassen, und zwar sind sie aus diesen durch eine Längsspaltung entstanden, wie dadurch bewiesen wird, daß 1. schon während der Metaphase der vorhergehenden Teilung eine Längsspaltung mehr oder weniger deutlich auftritt und 2. in der Äquatorialplatte wenigstens ein großer Teil der 16 Tochterchromosomen die Vförmige Gestalt noch zeigt, welche sie infolge ihrer Entstehung durch eine Längsspaltung haben müssen. Es fällt bei der Betrachtung dieser 16 Tochterchromosomen auf, daß sie so dick sind; dies ist aber erklärlich aus der beträchtlichen Verkürzung, welche die Ringhälften, ihre Mutterchromosomen, erfahren. Von der

Seite bekommt man keine übersichtlichen Bilder der 2. Reifungsteilung, da hierzu die Chromosomen doch zu dicht liegen.

Die schon an den Schleifen des Synapsisstadiums und an den Ringen deutlich erkennbaren Größenunterschiede der Chromosomen eines und desselben Kerns sind auch hier noch im gleichen Maßstabe zu sehen. Auch die Verschiedenheit in der Größe der Chromosomen verschiedener Kerne, die oben erwähnt wurde, ist hier zuweilen recht auffallend (Fig. 43 u. 44).

Nachdem die Tochterchromosomen sich voneinander getrennt haben, wandern sie nach den Spindelpolen; ihre Vförmige Gestalt ist dort noch bald mehr bald weniger deutlich erkennbar (Fig. 45 u. 46). Schließlich drängen sich auch hier wieder die Chromosomen zu einer halbkugligen Masse zusammen, welche sich von den ähnlichen Stadien am Ende der Teilung einer Spermatogonie oder Spermatocyte 1. Ordnung leicht durch ihre geringere Größe unterscheidet. Die Teilungsbilder der Spermatocyten 2. Ordnung sind weitaus die häufigsten, welche man in den heranreifenden Follikeln antrifft.

Wie sich die Centrosomen der 2. Reifungsteilung von denen der 1. ableiten, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Wahrscheinlich werden durch die oben erwähnte Teilung der Centrosomen an den Spindelpolen die beiden Centrosomen der Spermatocyte 2. Ordnung gebildet.

5. Spermatiden und Ausbildung der Spermatozoen.

Auf die histogenetische Ausbildung der reifen Spermatozoen bin ich nicht näher eingegangen, da das Objekt für diesen Zweck zu ungünstig ist. Daher will ich nur das wenige anführen, was ich nebenbei fand und was in der Literatur nicht erwähnt ist. Dagegen dürfte es nicht uninteressant sein, über die Veränderungen des Zelleibs der Spermatiden etwas zu berichten, da diese die Ernährung der Spermatiden zum Zweck zu haben scheinen und ähnlichen Vorgängen bei andern Tieren analog sind.

a) Ernährung der Spermatiden. Nach Durchschnürung der Spermatocyte 2. Ordnung hat die Spermatidenzelle eine rundliche oder ovale Gestalt und liegt frei in dem Lumen des Hodenfollikels. Dann streckt sich die Zelle, um zuerst lang oval und schließlich sehr lang und schmal zu werden. Wenn sie diese Form erreicht hat, befindet sich der Kern ganz an dem einen Ende der Zelle, und diese selbst liegt nicht mehr frei im Follikellumen.

sondern mehrere Zellen, bis zu 30 und mehr, sind zu einem Büschel vereinigt. Ihre kernfreien, konvergierenden Enden sitzen einer Stelle der Follikelwandung auf, während die kernhaltigen Enden, frei in das Lumen hineinragend, strahlenförmig divergieren (Fig. 4). Dabei sitzt ein solches Spermatidenbüschel nicht einer sogenannten Fußzelle auf, sondern steht nur in Berührung mit dem Plasma der die Follikelwand bildenden Spermatocyten. In dem Übersichtsbild (Fig. 3) sind die Spermatidenbüschel teils längs, teils quer oder schräg getroffen, daher das verschiedene Aussehen. Es ist einleuchtend, daß durch die Anlagerung der Spermatiden an die Wand die Zufuhr von Nährmaterial zu ihnen ermöglicht wird, und man kann als Beweis für diese Auffassung geltend machen, daß die Verlängerung der der Wand angehefteten Spermatiden zugleich eine Vergrößerung der Zellen darstellt. In seltnen Fällen aber scheinen die Spermatiden keine solche Lagerung einzunehmen, denn man findet ab und zu im Follikellumen eine größere kuglige Plasmamasse, um welche, teilweise noch in ihr steckend, zahlreiche halb oder ganz reife Spermatozoen herumgewickelt sind. Es scheint sich hier also um eine Anzahl von Spermatiden zu handeln, die sich zu einem Klumpen vereinigt haben. — Von diesen Plasmakugeln sind andere zu unterscheiden, welche mehrere, ungefähr 2—8 Kerne in allen Stadien der Degeneration mit Auflösung des Chromatins im Plasma enthalten. Diese Kerne gleichen, wenn sie noch nicht zu stark degeneriert sind, den Spermatocyten oder den Spermatiden. Eine ernährende Bedeutung haben diese degenerierenden Zellen wohl nicht, denn es wäre schwer zu erklären, wie ihr Material von den Spermatiden aufgenommen werden könnte. In den Ovarien des gleichen Tiers fand ich aber Zellen, für welche eine Bedeutung als Nährmaterial wahrscheinlich ist.

b) Bemerkungen über die Ausbildung der Spermatozoen. Die halbkuglige, dichte und dunkel gefärbte Chromatinmasse, welche von den Tochterchromosomen der 2. Reifungsteilung gebildet wird, geht unter den gleichen Vorgängen, welche für die Anaphase der Spermatogonien geschildert wurden, in einen sphärischen Kern mit lockerm, fädig angeordnetem Chromatin über (Fig. 47 u. 48). Durch Verkleinerung des Kerns und Verdichtung des Chromatingerüsts entsteht eine kuglige, intensiv und homogen sich färbende Chromatinmasse, welche in einem hellen Hof liegt. Weiterhin wird der Kern birnförmig; sein spitzes Ende liegt dicht an der Oberfläche der Zelle. Solange das Chromatin noch locker angeordnet war,

konnte man bei Eisenhämatoxylin-Färbung in den meisten Fällen 2 kleine Körnchen erkennen, welche fast immer auf entgegengesetzten Seiten des Kerns liegen. Wenn der Kern birnförmig geworden ist, liegt an seinem spitzen Ende ein Körnchen, welches die schwarze Farbe länger beibehält als das Chromatin (Fig. 49). Manchmal schien es, als ob an dieser Stelle nicht 1, sondern 2 Körnchen lägen, ein dem Kern unmittelbar angelagertes und ein mehr peripher gelegenes; von letzterm schien dann oft ein kurzes blasses Fädchen auszugehen. Weiter habe ich die beiden Centrosomen, welche in diesen Körnchen wohl zu suchen sind, nicht verfolgen können. „Nebenkörper" (Waldeyer, 1903) fand ich bei den angewandten Methoden nicht. Der Vorgang, wie sich die birnförmigen Spermatidenkerne in die sehr langen, gleichmäßig dünnen Spermatozoen umwandeln, ist schon mehrfach beschrieben worden, z. B. von Iijima (1884) und Stevens (1903); Neues kann ich nicht hinzufügen, auch habe ich innerhalb der fertigen Spermatozoen keine feinere Differenzierung gefunden.

6. Die Samenreifung anderer Planarienarten.

Von der im Vorstehenden geschilderten Samenreifung bei *Planaria gonocephala* Dug. weicht jene bei den andern vergleichsweise herangezogenen Tricladen (*Polycelis nigra* Ehrb., *P. cornuta* O. Schm. und *Dendrocoelum lacteum* Oerst.) so gut wie nicht ab, so daß einige wenige Bemerkungen über die gemachten Beobachtungen genügen. Die Stadien der Doppelfäden (Synapsis) sind auch hier die häufigsten, welche man in der Follikelwand antrifft. Die Synapsis vollzieht sich auf die gleiche Art und Weise. Die Zahl der Doppelchromosomen, welche in den Spermatocyten von *Dendrocoelum lacteum* und *Polycelis nigra* bestimmt werden konnte, betrug wie bei *Plan. gonocephala* 8; in den Follikeln von *Polyc. cornuta* fanden sich zufällig nur wenig Teilungsstadien, so daß ich hier die Chromosomenzahl nicht feststellte. Größenunterschiede der Chromosomen waren auch hier in gleichem Maßstabe zu erkennen. Die 1. Reifungsteilung trennt überall die beiden Ringhälften. Der Wert der 2. Reifungsteilung war besonders bei *Dendrocoelum* gut zu erkennen, da die Ringhälften schon vor Beginn der Metaphase die Längsspaltung deutlich zeigen. Abweichend von den Spermatocyten 1. Ordnung der andern Arten, fanden sich in denen von *Polyc. cornuta* außer dem großen sphärischen Nucleolus noch einige dunkel gefärbte kleinere Kernkörper, die erst vom Stadium der Synapsis an nicht mehr zu

sehen sind. Sie färben sich ebenso wie der sphärische Kernkörper nach der Eisenhämatoxylin-Methode intensiv schwarz; sie liegen an der Kernperipherie. Über ihre Entstehung und ihr Schicksal habe ich nichts herausbringen können.

V. Zusammenfassung.

Die Spermatogonien enthalten im Monasterstadium 16 schleifenförmige Chromosomen, welche deutliche Größenunterschiede erkennen lassen. Die durch Längsspaltung entstandenen 16 Chromosomen jeder der beiden Tochterzellen der letzten Spermatogoniengeneration, also die Chromosomen der jüngsten Spermatocyten 1. Ordnung, wandeln sich während der Anaphase in ein Kerngerüst um, in welchem die einzelnen Chromosomen nicht mehr zu erkennen sind. Die Zahl der Spermatogoniengenerationen scheint nicht konstant zu sein, möglicherweise können auch die großen Parenchymzellen („Stammzellen") sich direkt in Spermatocyten umwandeln.

In den jüngsten Spermatocyten 1. Ordnung sind die einzelnen Chromosomen nicht zu erkennen. Durch Aneinanderreihen der im Kernraum (wirklich oder nur scheinbar?) ohne besondere Anordnung verteilten Chromatinkörnchen entstehen wahrscheinlich 16 dünne, ungefähr Vförmige Chromatinschleifen, deren freie Enden nach einer Seite des Kerns und deren Umbiegungsstellen nach der entgegengesetzten Seite gerichtet sind. Diese 16 Chromatinschleifen sind also ganz ähnlich gelagert wie die 16 Tochterchromosomen einer Spermatogonie, bevor sie während der Anaphase unkenntlich werden.

Im Synapsisstadium legen sich je 2 Fäden der Länge nach aneinander, so daß 8 Doppelfäden entstehen. Die Lagerung der letztern im Kern ist dieselbe; sie zeigen deutliche Größenunterschiede, ferner sind sie, auf frühern Stadien wenigstens, ebenso wie die dünnen Schleifen aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt. Durch die Synapsis wird also eine sog. Pseudoreduction der Chromosomenzahl bewirkt. Ein paarweises Aneinanderlegen der einzelnen Mikrosomen ließ sich nicht erkennen.

Die definitiven Chromosomen der 1. Reifungsteilung entstehen dadurch, daß sich die Doppelfäden verkürzen; dabei trennen sich die Einzelfäden wieder voneinander und hängen nur noch an ihren Enden miteinander zusammen, welche so die Verklebungsstellen der ringähnlichen Doppelchromosomen darstellen.

Bei der Teilung der Spermatocyten 1. Ordnung trennen sich die Ringhälften voneinander. Da jede Ringhälfte aus einer der 16 Schleifen

hervorgegangen ist, stellt also die 1. Reifungsteilung eine Reductionsteilung im Sinne Weismann's dar.

Während der folgenden Metaphase und namentlich dann, wenn die 8 Chromosomen der Spermatocyte 2. Ordnung sich in der Äquatorialplatte angeordnet haben, zeigen sie deutlich eine Längsspaltung. Ein Ruhestadium tritt zwischen der 1. und 2. Reifungsteilung nicht ein. Bei der letztern werden die Längshälften der 8 Chromosomen auf die Spermatiden verteilt. Die 2. Reifungsteilung ist also eine Äquationsteilung. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen bei den Planarien folgt also dem Präreductionsmodus.

Wie der Nucleolus in den jüngsten Spermatocyten entsteht, läßt sich nicht erkennen. Während des Synapsisstadiums, manchmal auch etwas früher, geht er eine Zweiteilung ein. Während der Ausbildung der Chromosomen entziehen sich seine Teilprodukte der Beobachtung und sind auch später nicht wieder aufzufinden. Der Nucleolus steht in keiner erkennbaren Beziehung zum Chromatin.

Es ist nicht nachweisbar, ob die Centrosomen in den ruhenden Spermatocyten innerhalb oder außerhalb des Kerns liegen. Zuerst sind sie mit Sicherheit erkennbar als 2 Körnchen an den Spindelpolen und teilen sich daselbst während der Metaphase. Wie sich ihre Teilprodukte in den Spermatocyten 2. Ordnung verhalten, bis sie wieder an den Spindelpolen erscheinen, blieb mir unbekannt.

Die Spermatiden heften sich büschelweise an die Wand der Hodenfollikel an; dadurch ist eine Nahrungszufuhr zu den zuerst isoliert im Lumen liegenden Spermatiden ermöglicht.

VI. Vergleichung der Ei- und Samenreifung bei den Planarien.

In meiner Arbeit über die Oogenese bei *Planaria gonocephala* (1906) habe ich diese zwar nur bis zur Ausbildung der Chromosomen der 1. Reifungsteilung verfolgt. Es zeigen sich aber schon bis zu diesem Stadium teils so große Übereinstimmungen, teils so auffallende Verschiedenheiten in dem Verhalten des Chromatins in den Spermato- und Oocyten, daß eine Vergleichung der Ei- und Samenreifung hinsichtlich der feinsten am Chromatin zu beobachtenden Vorgänge lohnend erscheinen dürfte. Vorauszuschicken ist die Bemerkung, daß in der vorliegenden Arbeit die Figuren gerade doppelt so stark vergrößert sind wie in der erstgenannten; um die Vergleichung zu erleichtern, ist in Fig. 50 eine Oocyte im Stadium der

Synapsis bei der gleichen Vergrößerung wie die Spermatocyten dargestellt.

Die Grundlage unserer vergleichenden Betrachtung bildet die Erkenntnis, welche wir den Arbeiten von Platner (1889), Boveri (1887—1890) und besonders von O. Hertwig (1890) verdanken, daß Ei- und Samenreifung zwei vollkommen homologe Prozesse sind. Daher kann die Ähnlichkeit oder teilweise vollkommene Gleichheit in dem Verhalten der Spermato- und Oocyten nichts Überraschendes bieten, wohl aber erfordern die beobachteten Verschiedenheiten eine Erklärung.

Um es kurz zusammenzufassen, stimmen die Vorgänge bei der Ei- und Samenreifung der Planarien in folgenden Punkten miteinander überein. Spermatogonien und Oogonien enthalten beide im Monasterstadium 16 schleifenförmige Chromosomen mit deutlichen Größenunterschieden. In den Tochterkernen beider Zellarten sind die Chromosomen von der Anaphase an nicht mehr zu unterscheiden. In den jungen Spermato- und Oocyten entwickeln sich aus den, anscheinend wenigstens, unregelmäßig im Kernraum verteilten Chromatinkörnchen die 16 dünnen Fadenschleifen, welche eine ähnliche Lagerung im Kern einnehmen wie die Tochterchromosomen am Ende der vorangehenden Teilung. Bis zu diesem Stadium sind auch die beiderlei Geschlechtszellen von ziemlich gleicher Größe. Die Synapsis erfolgt bei beiden durch paarweise Vereinigung der 16 dünnen Fadenschleifen. Gemeinsam ist auch, daß die Chromatinfäden auf einigen Entwicklungsstadien aus einzelnen Microsomen zusammengesetzt sind. Aus den Doppelfäden entstehen die definitiven Doppelchromosomen. Die beiden Reifungsteilungen habe ich, wie gesagt, in der Oogenese nicht verfolgt, aber aus der Lage der Doppelchromosomen in der 1. Richtungsspindel und aus der frühzeitig sichtbaren Längsspaltung in den Einzelchromosomen läßt sich mit Sicherheit schließen, daß die Eireifung ebenso wie die Samenreifung nach dem Präreductionsmodus vor sich geht.

In den folgenden Punkten verhalten sich die Spermato- und Oocyten verschieden:

1. Die Doppelfäden sind in den Oocyten erheblich größer als in den Spermatocyten, wie aus einer Vergleichung der Figg. 50 und 17 hervorgeht. Es möchte fast scheinen, als ob auch die Körnchen, aus denen die Fäden zusammengesetzt sind, in den Oocyten größer sind, soweit sich darüber bei ihrer unregelmäßigen Gestalt ein Urteil bilden läßt.

2. In den Spermatocyten bilden sich die Doppelfäden direkt zu den ringförmigen Chromosomen um, wie oben beschrieben ist. In den Oocyten trennen sich die Einzelfäden nach der Synapsis zwar auch wieder auf größere Strecken hin, sie verkürzen sich aber dabei nicht, um sofort die beiden Ringhälften zu bilden, sondern sie verlängern sich im Gegenteil sehr stark; dabei verlieren sie die oft erwähnte charakteristische Lagerung, und dadurch kommt bei oberflächlicher Betrachtung ein Bild zustande, als ob sämtliche Chromatinfäden nach der Synapsis wieder zerfallen, so wie das z. B. nach Schockaert (1902) in der Oogenese von *Thysanozoon brocchi* der Fall sein soll. Eine weitere Eigentümlichkeit der Oocyten ist die, daß sich ihre Doppelfäden auf diesem Stadium dicht an die Kernoberfläche anlegen und daß das Kerninnere vollkommen chromatinfrei ist, während etwas derartiges in den Spermatocyten nicht vorkommt.

3. Die definitiven Chromosomen der 1. Reifungsteilung sind in den Spermatocyten mehr oder weniger regelmäßige, in der Richtung der Spindelachse ausgezogene Ringe; in den Oocyten ist die Ringform nur selten deutlich zu sehen, und die Doppelchromosomen sind hier meistens Doppelstäbchen oder ganz unregelmäßige Gebilde, deren Doppelwertigkeit aber stets durch eine Längsspalte angedeutet ist. In den Einzelchromosomen der Oocyten ist schon sehr früh mit großer Deutlichkeit eine Längsspaltung eingetreten, welche später allerdings oft wieder undeutlich wird. In den Spermatocyten erfahren die Ringhälften erst dann eine Längsteilung, wenn sie sich bei der Metaphase voneinander getrennt haben. Eine Vergleichung der Größenunterschiede der Chromosomen in den Spermatocyten mit jenen in den Oocyten läßt sich eben infolge ihrer verschiedenen Form auch nicht annähernd durchführen.

4. Ein weiterer Unterschied ist hinsichtlich des Nucleolus vorhanden. In den Spermatocyten ist er klein, teilt sich einmal durch und ist dann kurz nach der Synapsis nicht mehr nachweisbar. In den Oocyten ist er ganz erheblich größer, namentlich nach der Synapsis; er enthält hier häufig Vacuolen und schnürt mehrmals kleine Körperchen ab. Er bleibt auch viel länger bestehen, schwindet aber dann auch, wenn die Chromosomen sich definitiv ausbilden.

5. Der letzte wichtigere Unterschied ist der, daß der Zelleib der Oocyten ganz erheblich größer ist als jener der Spermatocyten, ein Unterschied, welcher ja bekannt genug ist. Auf jüngern Stadien ist er, wie schon oben erwähnt, nicht vorhanden oder gering. Die

Größenzunahme, also die „Wachstumsperiode", der Oocyten fällt in die Zeit der Synapsis und besonders in die Zeit nach dieser.

Wie oben schon hervorgehoben wurde, erfordern die eben aufgezählten Unterschiede in der Ei- und Samenreifung eine Erklärung; denn bei der vollkommenen Gleichwertigkeit, welche die Chromosomen des Eies und des Spermatozoons nach allen bisherigen Erfahrungen besitzen, müßten sie auch denselben Entwicklungsprozeß durchmachen, namentlich da gezeigt werden konnte, daß die Oogonien und Spermatogonien, ja sogar noch die jüngsten Oocyten und Spermatocyten einander zum Verwechseln ähnlich sehen. Man muß also folgern, daß das, was beiden Prozessen gemeinsam ist, das Wesentliche derselben darstellt und daß das Abweichende, was in dem einen oder dem andern Reifungsprozeß zutage tritt, nur der Ausdruck der besondern Funktion der betreffenden Art von Geschlechtszellen ist. Von dem Gemeinsamen zeigt nun die Spermatogenese wenig Abweichungen; das Spezielle der Leistung der männlichen Geschlechtszellen tritt eben erst nach der Reifung auf, bei der Ausbildung der beweglichen Spermatozoen. Dagegen zeigt die Eireifung viele Eigentümlichkeiten; von diesen mögen zunächst besprochen werden die Größe der Doppelfäden, ihr scheinbarer Zerfall nach der Synapsis und die mit diesem scheinbaren Zerfall einhergehende Ansammlung der Doppelfäden an der Kernoberfläche. Man darf vielleicht annehmen, daß die genannten Eigenheiten in kausaler Beziehung zu einer andern stehen, nämlich zu der stärkern Größenzunahme der Oocyten, welche während der Wachstumsperiode, besonders nach der Synapsis, zu konstatieren war. Ausgehend von der sicher gestützten Vorstellung, daß der Kern einen bestimmenden Einfluß auf die Stoffwechselvorgänge seiner Zelle und damit auf ihr Wachstum ausübt, kommt man zu der Folgerung, daß die neuerliche postsynaptische Ausbreitung des Chromatins und seine Ansammlung direkt an der Grenze zwischen Kernvacuole und Plasma das Chromatin unter die günstigsten Beziehungen setzt, damit es mit dem Zellplasma in Wechselbeziehung treten kann. Wenn aber die Chromatinschleifen zu einem dichten Knäuel zusammengedrängt sind, so wie es im Synapsisstadium der Fall ist, und außerdem noch im Innern der Kernvacuole liegen, so können sie allem Anschein nach kaum in Beziehung zum Zellplasma treten. Ich möchte also aus dem Vorstehenden folgern, daß die nur in der Oogenese auftretende postsynaptische Ausbreitung der Chromatinfäden an der Kernoberfläche den Zweck hat, dem Chromatin die Leitung der während der

Wachstumsperiode natürlich sehr starken Assimilation neuen Materials zu ermöglichen. Ferner möchte ich vermuten, daß die erheblichere Größe der Chromatinschleifen in den Oocyten etwas ähnliches bedeutet: man könnte sich vorstellen, daß sie der Ausdruck einer zeitweiligen Hypertrophie des Chromatins ist während des stärkern Zellwachstums. Denn die fertigen Chromosomen der 1. Reifungsspindel sind in den Spermato- und Oocyten wieder ungefähr gleichgroß, ebenso wie die Spermato- und Oogonien und ferner die jüngsten Spermato- und Oocyten sich hinsichtlich ihres Chromatingehalts nicht merklich unterscheiden. Ein Einwurf läßt sich gegen diese Auffassung machen: Die Oocyten nehmen schon während der Synapsis an Größe zu, wenn auch nicht so stark wie später; diesem Einwurf kann aber zweierlei entgegengehalten werden: 1. könnte während der Synapsis bloß Material in die Zelle aufgenommen, nicht aber verarbeitet, assimiliert werden, und zu ersterm Prozeß ist die Mitwirkung des Chromatins vielleicht nicht nötig; 2. könnte aber auch der Kern schon zu einer frühern Zeit Teilchen an das Zellplasma abgegeben haben, welche während der Synapsis zur Leitung des Assimilationsvorgangs ausreichen könnten. Übrigens hebt auch Maréchal (1905) hervor, daß im Teleosteerei die Dotterbildung nach der Synapsis beginnt. — So lassen sich also in diesem Fall die speziellen Chromatinverhältnisse, d. h. die besondere Entwicklungsweise der Chromosomen der weiblichen Geschlechtszellen, erklären aus ihrer speziellen physiologischen Aufgabe.

Von diesem Gesichtspunkt aus ließe sich auch der Unterschied verstehen, der in den Spermatocyten und Oocyten hinsichtlich der Größe des Nucleolus besteht. Stellen wir uns auf den Boden der Haecker'schen Theorie (1895), nach welcher der Nucleolus ein Kernsecret darstellt, so wird die erheblichere Größe des Kernkörperchens in den Oocyten verständlich, da in den Oocyten die Assimilation, die sich wohl unter dem Einfluß des Chromatins vollzieht, infolge der Dotterbildung stärker ist. Denn einer stärkern Tätigkeit des Kerns müßte auch eine stärkere Secretion, also ein größerer Nucleolus entsprechen. Auf die Bedeutung des Nucleolus wird unten noch zurückzukommen sein.

Nicht erklärt ist durch die entwickelte Auffassung der Unterschied in der Form der fertigen Chromosomen der Spermato- und Oocyten und die Erscheinung, daß in den letztern die Längsspaltung der Einzelchromosomen früher auftritt. Doch sind diese Unterschiede

wohl keine wesentlichen, wenigstens spricht nichts dafür, daß die Form der Chromosomen eine besondere Bedeutung besitzt.

VII. **Allgemeines.**

Zum Schluß möge noch untersucht werden, ob die in der vorliegenden Arbeit gewonnenen Resultate geeignet sind, einiges zur Beantwortung der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen beizutragen.

1. Die Individualitätstheorie. Am Schluß der letzten spermatogonialen und oogonialen Teilung fanden wir die Chromosomen an den Polen zusammengedrängt, die Umbiegungsstellen nach dem entsprechenden Pol, die freien Enden nach dem Äquator der Spindel gerichtet. Später waren die einzelnen Chromosomen nicht mehr erkennbar. Erst im Stadium der dünnen Chromatinschleifen ließen sich wieder, wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit, alle 16 Chromosomen erkennen; sie waren ebenfalls wieder ungefähr V- oder U-förmig, ihre Umbiegungsstellen sahen wieder nach einer Seite, ihre freien Enden nach der entgegengesetzten. Wenn nun also die Tochterchromosomen der Spermato- und Oogonien auch nicht Schritt für Schritt verfolgt werden konnten, bis sie die Chromosomen der Spermato- und Oocyten darstellen, so bildet doch die im Vorstehenden hervorgehobene Gleichartigkeit in der Form und Lagerung ein schwerwiegendes Moment für die Annahme, daß die 16 Fadenschleifen der Oocyten und Spermatocyten die Tochterchromosomen der vorhergehenden Generation von Oo- und Spermatogonien sind. Es wäre wenigstens schwer, einen andern Grund sich vorzustellen, warum die 16 Chromatinschleifen diese für die Tochterchromosomen der vorangehenden Teilung charakteristische Lagerung einnehmen, welche später während der Ausbildung der definitiven Chromosomen der 1. Reifungsteilung dann doch aufgegeben wird. Eine weitere Beobachtung unterstützt diese Auffassung; Fig. 15 zeigt 2 Kerne im Synapsisstadium. Die Chromatinschleifen derselben, welche allerdings nicht ganz vollständig eingezeichnet werden konnten, sind derartig gelagert, daß die freien Fadenenden in jedem Kern nach dem andern Kern hinsehen. Genau so sind die Tochterchromosomen am Ende der Teilung einer Spermatogonie gelagert, und ich möchte auch aus der Form des Zelleibs der beiden Spermatocyten schließen, daß sie die zueinander gehörigen Tochterzellen einer Spermatogonie sind. Es deckt sich das vollständig mit dem schon eingangs er-

wähnten Befund von Rabl (1875), nach welchem in den Epidermiszellen der Larve von *Salamandra* die Chromosomen, welche aus dem ruhenden Kerngerüst hervorgehen, annähernd dieselbe Lagerung zeigen, welche die Tochterchromosomen bei der vorhergehenden Teilung vor ihrem Übergang in das Kerngerüst einnahmen. Sicherlich findet aber bei den Planarien kein nachträglicher Zerfall der 16 Chromatinschleifen oder der 8 Doppelschleifen nach der Synapsis statt, wie von Schockaert (1902) für *Thysanozoon brocchi* und von zahlreichen andern Autoren für andere Objekte beschrieben worden ist. In den Spermatocyten und, wie ich in meiner vorangehenden Arbeit gezeigt habe, ebenso in den Oocyten ist davon nichts zu sehen, insbesondere nichts, woraus man eine Auflösung von Chromatin im Kernsaft oder eine Ausstoßung sichtbarer Teile des Chromatins aus dem Kern in das Plasma erschließen könnte.

Neuerdings hat sich Fick (1905) gegen die Individualitätstheorie ausgesprochen und zwar deshalb, weil die Verschiedenheit der Chromosomenzahl bei nahe verwandten Tieren und umgekehrt das häufige Vorkommen gleich vieler Chromosomen bei weit entfernt stehenden außer der Unwichtigkeit der Chromosomenzahl auch die Unhaltbarkeit der Individualitätstheorie beweise. Mir scheint aus der angeführten Tatsache nur das hervorzugehen, daß man aus der Gleichheit der Chromosomenzahl zweier Tiere nicht auf ihre Verwandtschaft schließen darf; dagegen scheint sie mir die Boveri'sche Ansicht nicht zu widerlegen, nach welcher die Konstanz der Chromosomenzahl bei einer und derselben Art einen guten Stützpunkt der Individualitätstheorie darstellt. Außerdem beweist doch die Konstanz der Chromosomenzahl bei der gleichen Art unzweifelhaft eine gewisse Wichtigkeit der Zahl, und damit läßt sich die andere Tatsache ohne Schwierigkeit vereinigen, daß ausnahmsweise auch Arten vorkommen, welche in zwei Varietäten zerfallen, von welchen die eine doppelt so viel Chromosomen besitzt wie die andere. Übrigens dürfte eine vergleichende Zusammenstellung der Chromosomenzahlen innerhalb einer Verwandtschaftsreihe von Organismen, wenn sie sorgfältig und vollständig genug ausgeführt wird, doch vielleicht einen Aufschluß über die Bedeutung der Chromosomenzahl ergeben.

Wie schon in der Einleitung angedeutet wurde, muß man aber auch anerkennen, daß die Individualitätstheorie unter Umständen eine Einschränkung erfahren kann; Boveri (1904) hat dies mit Bezug auf die Protisten ausgesprochen. Vor allem scheint mir aber nicht ausgeschlossen, daß es sogenannte Sammelchromosomen gibt,

welche aus mehreren niedern, unter sich aber essentiell gleichen Einheiten bestehen und welche in diese Einheiten zerfallen können, die sich dann zu neuen Sammelchromosomen in anderer Weise gruppieren können. Weismann (1892), welcher aus gewissen Erscheinungen der Vererbung ebenfalls schließt, daß die ganzen Idanten (= Chromosomen) bleibende Gebilde sind, hält es auch nicht für unmöglich, daß Änderungen in der Zusammensetzung der Idanten aus Iden eintreten können. Würde sich das bestätigen, so könnte es nicht ohne Einfluß bleiben auf die Beantwortung der zweiten Frage, zu welcher wir uns jetzt wenden.

2. Qualitative Verschiedenheit der Chromosomen. Für die besonders von Sutton und Boveri vertretene Hypothese, daß die einzelnen Chromosomen einer reifen Geschlechtszelle qualitativ verschieden sind, hat letzterer (1904) zwei Beweise angeführt, 1. seine Beobachtungen an dispermen Seeigeleiern und 2. die Größenverschiedenheiten der Chromosomen innerhalb eines Kerns. Was zunächst letztern Punkt anlangt, so haben sich derartige Größenunterschiede der Chromosomen auch bei den Planarien sowohl in der Spermato- wie in der Oogenese leicht feststellen lassen. Es ist aber oben schon hervorgehoben worden, daß gerade das, was für die genannte Theorie von besonderer Wichtigkeit sein würde, sich bei den Planarien nicht feststellen ließ: erstens sind die Größenunterschiede nicht konstant in dem Sinn, daß alle oder wenigstens mehrere Chromosomen an ihrer Größe erkennbar wären, und zweitens sind in den Spermato- und Oogonien nicht nachweisbar je 2 Chromosomen gleich groß. Wenn nun auch solche negative Befunde weniger Beweiskraft haben, so kommen noch folgende positive Beobachtungen hinzu, welche für die Auffassung der Bedeutung der Größenunterschiede von Einfluß sind: 1. wechselt die Größe der Chromosomen sehr erheblich nach ihrer Entwicklungsstufe, 2. sind die Chromosomen einer Spermatocyte öfters durchschnittlich deutlich größer als die einer andern, und 3. sind die auf der gleichen Entwicklungsstufe (etwa der Synapsis) stehenden Chromosomen der Oocyten erheblich größer als die der Spermatocyten. Aus dem Gesagten scheint mir nun zu folgen, daß den Größenunterschieden der Chromosomen geringere Bedeutung beizulegen ist als bisher geschehen; mindestens ist zu schließen, daß verschiedene Größe allein keine verschiedene Qualität anzeigt, denn sonst wären ja die Chromosomen einer Spermatocyte qualitativ verschieden von denen einer andern oder einer Oocyte, was theoretisch nicht denkbar ist. Man könnte vielleicht

aber annehmen, daß die verschiedene Größe eine individuelle Verschiedenheit der Chromosomen bedeutet oder daß sie ihren Grund in der verschieden starken physiologischen Tätigkeit hat, wie oben hinsichtlich der Größendifferenzen der Chromosomen in den Spermato- und Oocyten vermutungsweise ausgeführt wurde. Auch Fick (1905) hebt hervor, daß dem Umstand bei den bisherigen Untersuchungen über die Chromosomenverschiedenheiten noch wenig Rechnung getragen wurde, daß nämlich jedes Chromosom längere Zeit braucht zur vollen Ausbildung seiner typischen Form und daß die Bilder, welche man von den Chromosomen erhält, gewissermaßen nur Momentbilder sind. Die große Mehrzahl der Angaben, nach welchen in den jungen Spermato- und Oocyten eine Anzahl an ihrer verschiedenen Größe sicher unterscheidbarer Chromosomenpaare vorhanden sein sollen und die beiden gleichgroßen, in der Synapsis sich vereinigenden Chromosomen väterlichen und mütterlichen Ursprungs sind, scheint mir zu wenig begründet zu sein. So bilden z. B. A. u. K. E. Schreiner (1905) in ihren figg. 21—26, tab. 7, die Chromosomen der Spermatogonien von *Myxine* ab; ich kann mich den genannten Autoren wenigstens nach ihren Bildern nicht anschließen, wenn sie annehmen, daß von den 52 Chromosomen je 2 gleich groß sind und die 26 Paare konstante Größenunterschiede zeigen: ich glaube, daß dies bei der Kleinheit und der Menge dieser Chromosomen überhaupt nicht festzustellen ist. Nicht einmal das möchte ich den Bildern mit Sicherheit entnehmen, daß in jeder Spermatogonie ein Paar gleicher und besonders großer Chromosomen von allen andern Chromatinelementen sicher zu unterscheiden ist. In der Spermatogenese von *Brachystola* scheint nach Sutton (1902) die Konstanz der Größenverschiedenheit der Chromosomen ja sicher zu sein; es fehlt aber meines Wissens der Nachweis, daß die Chromosomen auch in der Oogenese an ihrer Größe wieder zu erkennen sind.

Die bekannten Beobachtungen von Boveri (1902) an dispermen Seeigeleiern bilden zweifellos eine wertvolle Stütze der Theorie der Qualitätsverschiedenheit der Chromosomen. Immerhin ist schon von verschiedenen Seiten, z. B. von Fick (1905), darauf hingewiesen worden, daß die Boveri'schen Experimente nicht eindeutig sind, und daher dürfte ohne andere unterstützende Beweismomente die Theorie der Qualitätsverschiedenheit nicht genügend begründet sein.

Es gibt noch ein anderes Gebiet, auf welchem sich entscheiden läßt, ob die Chromosomen qualitativ gleich oder verschieden sind, die experimentelle Bastardforschung. Bestätigt sich die Mendel'sche

Regel der „Reinheit der Gameten", so wird man notwendigerweise zu der Ansicht kommen müssen, daß in der reifen Geschlechtszelle nur eine Determinante einer Eigenschaft vorhanden ist, daher würden dann die Chromosomen nicht qualitativ gleich sein können. Die „Reinheit der Gameten" ist aber, wie auch Morgan (1905) hervorhebt, bisher nichts weniger als bewiesen.

3. Die „Conjugation" der Chromosomen. Das Vorkommen einer mehr oder weniger vollständigen paarweisen Vereinigung der Einzelchromosomen vor den Reifungsteilungen ist, wie schon eingangs erwähnt wurde, ein fast allgemeines. In den allermeisten Fällen soll nach den vorliegenden Angaben die Paarung der Chromosomen derart erfolgen, daß die Einzelchromosomen mit je einem ihrer Enden vereinigt sind; ich führe als Beispiel nur die von Häcker (1896—1902) und von Rückert (1894) studierten Copepoden sowie die zahlreichen Untersuchungen von Montgomery über die Reifungsvorgänge bei den Insecten an. Die paarweise Vereinigung der Chromosomen in der Weise, wie sie im Vorstehenden für die Planarien beschrieben wurde, ist bisher erst in wenigen Fällen, auf zoologischem Gebiet, vor allem bei Wirbeltieren, beobachtet worden. Die erste hier zu erwähnende Arbeit ist die von Winiwarter (1901), welcher die Bildung der Oocyten beim Kaninchen und Menschen untersuchte. Er fand, daß vor dem Synapsisstadium das Chromatin in Form von dünnen Fäden den Kern durchsetzt; diese Fäden verlaufen oft parallel, und Winiwarter hält es für wahrscheinlich, daß je zwei dünne Fäden sich paarweise aneinander legen. Diesen Vorgang faßt Winiwarter als das Wesen der Synapsis auf. Winiwarter konnte aber nicht feststellen, ob die Doppelfäden ein einziges zusammenhängendes Band oder mehrere Schlingen bilden; jedenfalls aber entstehen die Chromosomen dadurch, daß sich das einheitliche Band oder die Schlingen durch Querteilung segmentiert. Ähnliches berichtet Schoenfeld (1901) für die Spermatogenese beim Stier.

A. u. K. E. Schreiner (1905) sind bei *Myxine* zu folgenden, ganz analogen Resultaten gelangt: Sie fanden in den Spermatogonien etwa 52 Chromosomen. In den jüngsten Spermatocyten sind die Chromosomen als solche nicht mehr zu erkennen, auch hier durchsetzt das Chromatin in Form von feinen Fäden den Kern. Diese Fäden lassen bald deutlich erkennen, daß sie nach einem Pol gerichtet sind; je 2 nehmen einen parallelen Verlauf, und schließlich ist das ganze Chromatin in Doppelfäden angeordnet. Dieselben verlaufen in langen,

zum Teil gewundenen Schleifen durch den Kern, so daß die Enden der Schlingen gegen die polare Partie des Kerns konvergieren; an dieser Stelle hängen mehrere Schlingen zusammen. Die Doppelfäden zeigen außer der durch die paarweise Vereinigung zweier Einzelfäden entstandenen Spalte noch eine solche in den Einzelfäden selbst. Nach den Autoren entspricht die Zahl der Schlingen der der Doppelchromosomen — 26 — nicht, sondern letztere entstehen durch quere Segmentierung der Doppelfäden. Die Teilung selbst geschieht in derselben Weise als Präreductionsteilung wie bei den Planarien. Also verläuft die Spermatogenese bei *Myxine* in allen wesentlichen Punkten wie bei unserm Objekt, mit der Ausnahme, daß die Zahl der Chromatinschlingen nicht der Zahl der Chromosomen entspricht. Wäre es aber nicht möglich, daß das in der Tat der Fall ist und daß die Autoren es wegen der großen Zahl von Doppelchromosomen (26 gegenüber 8 bei den Planarien) nicht feststellen konnten? Ihre fig. 71, tab. 9 läßt die Vermutung aufkommen, daß die beiden Objekte auch in diesem Punkt, der für die Frage der Individualität der Chromosomen von Bedeutung ist, übereinstimmen.

Ganz die gleichen Vorgänge wie bei den Planarien fand schließlich Maréchal (1904 und 1905) in den Keimbläschen der Selachier, Teleosteer und, soweit untersucht, auch in denen von Amphioxus und *Ciona*. Die Übereinstimmung ist hier noch vollständiger als bei den 2 andern Arbeiten, da Maréchal ebenfalls kein zusammenhängendes Spiremstadium, sondern stets nur einzelne Fäden fand. Lagerung, paarweise Verklebung der Fäden der Länge nach usw. verlaufen genau so, wie in den andern Arbeiten beschrieben ist.

Eine weitere hierher gehörige Arbeit ist die Untersuchung von Janssens (1905) über das Entstehen des Bouquetstadiums in den Spermatocyten von *Batracoseps attenuatus*. Janssens hält es mindestens für sehr wahrscheinlich, daß bei diesem Objekt die 12 Schleifen des Bouquetstadiums durch paarweises Aneinanderlegen der 24 Tochterchromosomen der letzten somatischen Teilung, und zwar ihrer ganzen Länge nach, entstanden sind. Die Einzelfäden liegen sich dabei eine Zeitlang so dicht an, daß die dicken Schleifen des Bouquetstadiums keine Spur ihres Doppelcharakters mehr zeigen. Derselbe tritt aber später durch Wiedererscheinen der Längsspalte wieder auf. Nach Janssens erhalten dann sehr wahrscheinlich die 2 Spermatocyten 2. Ordnung je 12 ganze Chromosomen, also die Hälfte der 24 Chromosomen der letzten spermatogonialen Teilung.

Was die Wirbellosen angeht, so hat Lerat (1905) bei der

Spermato- und Oogenese von *Cyclops strenuus* ebenfalls eine parallele Conjugation zweier dünner Fäden gefunden und stellt sich dadurch in Gegensatz zu den frühern Autoren (Häcker, Vom Rath und Rückert).

Auf die neuern, ganz gleichlautenden Angaben auf botanischem Gebiet, die von Strasburger (1905) und einer Reihe anderer Autoren stammen, gehe ich nicht ein.

Wenn es nun auch ein Fehler wäre, nach den Befunden bei einigen Objekten die Beobachtungen an andern, weit entfernt stehenden korrigieren und umdeuten zu wollen, möchte ich es doch nicht unterlassen, auf die große Ähnlichkeit hinzuweisen, welche die Figuren der genannten Autoren und meine eignen mit den entsprechenden vieler anderer Arbeiten über Reifungsteilung haben, wobei aber die letztern in ganz anderer Weise gedeutet wurden; auch A. u. K. E. Schreiner (1905) haben darauf aufmerksam gemacht. Man möge vergleichsweise einmal nur einige der Abbildungen (z. B. fig. 20, 21, 43, 44) betrachten, welche Montgomery (1905) in seiner Untersuchung über die Spermatogenese von *Syrbula* und *Lycosa* gibt. Ich kann mich ebensowenig wie A. u. K. E. Schreiner durch diese Figuren überzeugen lassen, daß die Schlingen durch Vereinigung zweier Chromosomen mit je einem ihrer Enden entstanden sind. Die Zahl ähnlicher Beispiele ließe sich noch sehr vermehren. Daher muß von jeder Arbeit über die Reifungsvorgänge der Geschlechtszellen in Zukunft der Nachweis verlangt werden, ob in frühen Stadien 2 Chromatinfäden sich der Länge nach vereinigen oder ob ein solcher Vorgang ausgeschlossen ist.

Was aber die innige Aneinanderlegung der Einzelchromosomen bedeutet, ist heute noch weit entfernt davon entschieden zu sein; zweifellos hat auch sie wie jede andere Tetradenbildung zur Folge, daß bei einer der beiden Teilungen eine Zahlenreduction der Chromosomen eintritt. Ob dies aber ihre einzige Bedeutung ist, darüber kann mit Erfolg erst dann diskutiert werden, wenn entschieden ist, ob dieses Vorkommen eine weitere Verbreitung hat.

4. Die Bedeutung des Nucleolus. Von allen Bestandteilen des Kerns sind diejenigen Gebilde, welche mit dem Namen Nucleolen bezeichnet werden, am rätselhaftesten geblieben. In ihrer Deutung stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der Häckerschen Auffassung (1895) sind die Nucleolen nichtorganisierte Stoffwechselprodukte, welche im Kern entstehen und denselben als secretartige Stoffe verlassen. Nach der gegenteiligen Ansicht bestehen die Nucleolen aus demselben Chromatin wie die Chromosomen und

werden auch zum Aufbau der Chromosomen verwendet. Zwischen beiden Anschauungen stehen eine Anzahl von vermittelnden Auffassungen. Bei den Planarien wird sicherlich der Nucleolus in keiner Weise zum Aufbau der Chromosomen verwendet, auch nicht in der Weise, wie sie Janssens (1905) für den Nucleolus der Spermatocyten von *Batracoseps* annimmt. Ebensowenig ist etwas zu sehen, was dafür spricht, daß die Chromosomen in den Nucleolus einwandern, um dort irgend eine Veränderung einzugehen, wie das zuerst von Günther (1903) beschrieben wurde. Sollte sich die Günther'sche Angabe bestätigen, so wäre es jedenfalls ein Vorkommnis von keinerlei allgemeiner Bedeutung. Die Befunde an den Planarien lassen sich vielmehr, wenn man überhaupt eine Deutung unternehmen will, am ungezwungensten mit der Häcker'schen Kernsecrettheorie vereinigen. Dafür spricht der schon erwähnte Umstand, daß der Nucleolus in den stärker wachsenden Eiern größer wird und länger bestehen bleibt als in den kleiner bleibenden Spermatocyten. Ferner erinnert die starke Färbbarkeit des Nucleolus mit Eisenhämatoxylin an die Affinität vieler Secretkörner zu diesem Farbstoff. Und schließlich darf man auch aus der Beobachtung, daß Teile des Nucleolus und schließlich dieser selbst aus dem Kern austritt, ohne daß er in erkennbare Beziehung zu den Chromosomen getreten ist, schließen, daß er sich wie ein Secret verhält. Wichtig wäre es allerdings, zu wissen, wie der Nucleolus entsteht. Auch eine Beziehung zwischen Nucleolen und Centrosomen ist bei den Planarien nicht festzustellen.

Zum Schluß dieser Arbeit möchte ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. Weismann für die vielen Anregungen, die ich ihm verdanke, und für sein Interesse an meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank sagen.

Freiburg i. Br., Juni 1906.

Nachtrag.

Erst nach Abschluß der vorliegenden Arbeit bekam ich die neusten Arbeiten von A. u. K. E. Schreiner (Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen, in: Arch. Biol., Vol. 22, 1906) zu Gesicht. Ich habe dieselben hier deshalb zu erwähnen, weil die beiden Autoren darin die parallele Conjugation noch für einige neue

Objekte (einen Anneliden *Tomopteris* u. a.) beschreiben. Vor allem muß ich aber hervorheben, daß die beiden Autoren es nun auch für sehr wahrscheinlich halten, daß die dünnen und dicken Fadenschleifen in den Spermatocyten von *Myxine* jeweils einem Chromosom bzw. einem Doppelchromosom entsprechen; eine Segmentierung der Schleifen nehmen sie also nicht mehr an.

Literaturverzeichnis.

BERGHS, J., 1904, La Formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale, in: Cellule, Vol. 21.

BONNEVIE, K., 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos oestergreni, in: Anat. Anz., Vol. 26.

BOVERI, TH., 1887, 1888 und 1890, Zellenstudien I—III. Jena.

—, 1902, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verh. phys. med. Ges. Würzburg.

—, 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

BRESSLAU, E., 1904, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Die Entwicklung der Rhabdocoelen und Alloiocoelen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76.

CHICKHOFF, G. D., 1892, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades), in: Arch. Biol., Vol. 12.

CURTIS, W. C., 1902, The life history, the normal fission and the reproductive organs of Planaria maculata, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 30.

EISEN, G., 1900, The spermatogenesis of Batracoseps, in: Journ. Morphol., Vol. 17.

FICK, R., 1905, Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., Suppl.

FOOT, K., and E. C. STROBELL, 1905, Prophases and metaphases of the first maturation spindle of Allobophora foetida, in: Amer. J. Anat., Vol. 4.

FRANCOTTE, P., 1898, Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 6.

Gérard, O., 1901, L'ovocyte de premier ordre du Prostheceraeus vittatus, in: Cellule, Vol. 18.

Goldschmidt, 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.

Guenther, K., 1903, Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, ibid., Vol. 19, Anat.

Haecker, V., 1905, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus, ibid., Vol. 5, Anat.

—, 1905, Die Vorstadien der Eireifung, zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschen-Nucleolen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 45.

—, 1899, Praxis und Theorie der Befruchtungslehre, Jena.

—, 1902, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre, in: Jena. Z. Naturwiss., Vol. 37.

Hertwig, O., 1890, Vergleich der Ei- und Samenreifung bei den Nematoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 36.

Janssens, F. A., 1902, La spermatogénèse chez les Tritons, in: Cellule, Vol. 19.

—, 1905, Spermatogénèse dans les Batraciens. III. Evolution des Auxocytes mâles du Batracoseps attenuatus, ibid., Vol. 22.

Iijima, J., 1884, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen), in: Z. wiss. Zool., Vol. 40).

Julin, Ch., 1893, Ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez Styelopsis etc., in: Bull. sc. France Belg., Vol. 25.

Keller, J., 1894, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien, in: Jena. Z. Naturwiss., Vol. 28.

King, H. D., 1901, The maturation and fertilization of the egg of Bufo lentiginosus, in: J. Morphol., Vol. 17.

v. Klinckowström, A., 1897, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 48.

Korschelt, E., 1895, Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis, in: Z. wiss. Zool., Vol. 60.

Korschelt, E., und K. Heider, 1902, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.

Lang, A., 1884, Die Polycladen des Golfs von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 11.

Lerat, P., 1905, Les phénomènes de maturation dans l'ovogenèse et la spermatogenèse du Cyclops strenuus, in: Cellule, Vol. 22.

Maréchal, J., 1904, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen der Selachier, in: Anat. Anz., Vol. 25.

—, 1905, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei, ibid., Vol. 26.

Mattiesen, E., 1904, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 77.

Montgomery, Th. H., 1899, Chromatinreduction in Hemiptera, in: Zool. Anz., Vol. 22.

—, 1900, The spermatogenesis of Peripatus balfouri up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat.

—, 1901, A study of the chromosomes of the germcells of metazoa, in: Trans. Amer. phil. Soc., Vol. 20.

—, 1905, The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.

Morgan, T. H., 1905, The assumed purity of the germ cells in Mendelian results, in: Science (N. S.), Vol. 22.

Prantl, H., 1905, Reduktion und Karyogamie bei Infusorien, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25.

Rabl, C., 1905, Über Zellteilung, in: Morphol. Jahrb., Vol. 10.

Repiachoff, W., 1893, Zur Spermatogenese der Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 56.

Schleip, W., 1906, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria maculata Dug., in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat.

Schneider, K. C., 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.

Schockaert, R., 1901, L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi, 1. partie, in: Cellule, Vol. 18.

—, 1902, 2. partie, ibid., Vol. 20.

Schoenfeld, H., 1901, La spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général, in: Arch. Biol., Vol. 18.

Schreiner, A. und K. E., 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren, in: Anat. Anz., Vol. 24.

—, 1905, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa (L.), in: Arch. Biol., Vol. 21.

Stevens, N. M., 1904, On the germ cells and the embryology of Planaria simplicissima, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.

Strasburger, E., 1904, Über Reduktionsteilung, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, Vol. 18.

—, 1905, Typische und allotypische Kernteilung, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 42.

Sutton, W. S., 1900, The spermatogonial division in Brachystola magna, in: Bull. Univ. Kansas, Vol. 9.

—, 1902, On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna, in: Biol. Bull., Vol. 4.

Tretjakoff, D., 1905, Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 65.

—, 1905, Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala, ibid., Vol. 65.

Van der Stricht, O., 1898, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'oeuf de Thysanozoon, in: Arch. Biol., Vol. 15.

v. Wagner, F., 1890, Zur Kenntniss der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Anat.

Weismann, A., 1887, Über die Zahl der Richtungskörperchen und über ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena.

—, 1892, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena.

Wilson, E. B., 1896, The cell in development and inheritance, New York.

v. Winiwarter, H., 1901, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères, in: Arch. Biol., Vol. 17.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—3 sind gezeichnet mit ZEISS Apochr. 1,5 mm, Comp.-Okular 4, Tubuslänge 16 mm mit Hülfe eines ABBÉ'schen Zeichenapparats auf Objekttischhöhe; Fig. 4 ebenso nur mit Comp.-Okular 6; alle andern Figuren ebenso, nur mit Comp.-Okular 12.

Tafel 1.

Fig. 1. Hodenfollikel, in Bildung begriffen, vom Parenchym noch nicht abgegrenzt.

Fig. 2. Hodenfollikel, älteres Stadium.

Fig. 3. Teil eines Querschnitts durch einen reifen Hodenfollikel; enthält büschelförmig angeordnete Spermatiden auf verschiedenen Ausbildungsstadien und in verschiedener Richtung vom Schnitt getroffen; ferner Spermatozoen. Links oben Follikelwand an einer Stelle nicht mehr vorhanden.

Fig. 4. Spermatidenbüschel.

Fig. 5. Sogenannte „Stammzelle"; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 6. Spermatogonie; Äquatorialplatte mit 16 Chromosomen in Polansicht, 3 von den Chromosomen decken sich teilweise. Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 7 und 8. Spätere Teilungsstadien einer Spermatogonie. Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 9. Tochterkern einer Spermatogonie. Hämatoxylin, Pikrokarmin.

Fig. 10. Spermatocyte 1. Ordnung; jüngstes Stadium, Chromosomen nicht erkennbar; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 11 und 12. Ausbildung des Stadiums der dünnen Chromatinfäden; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

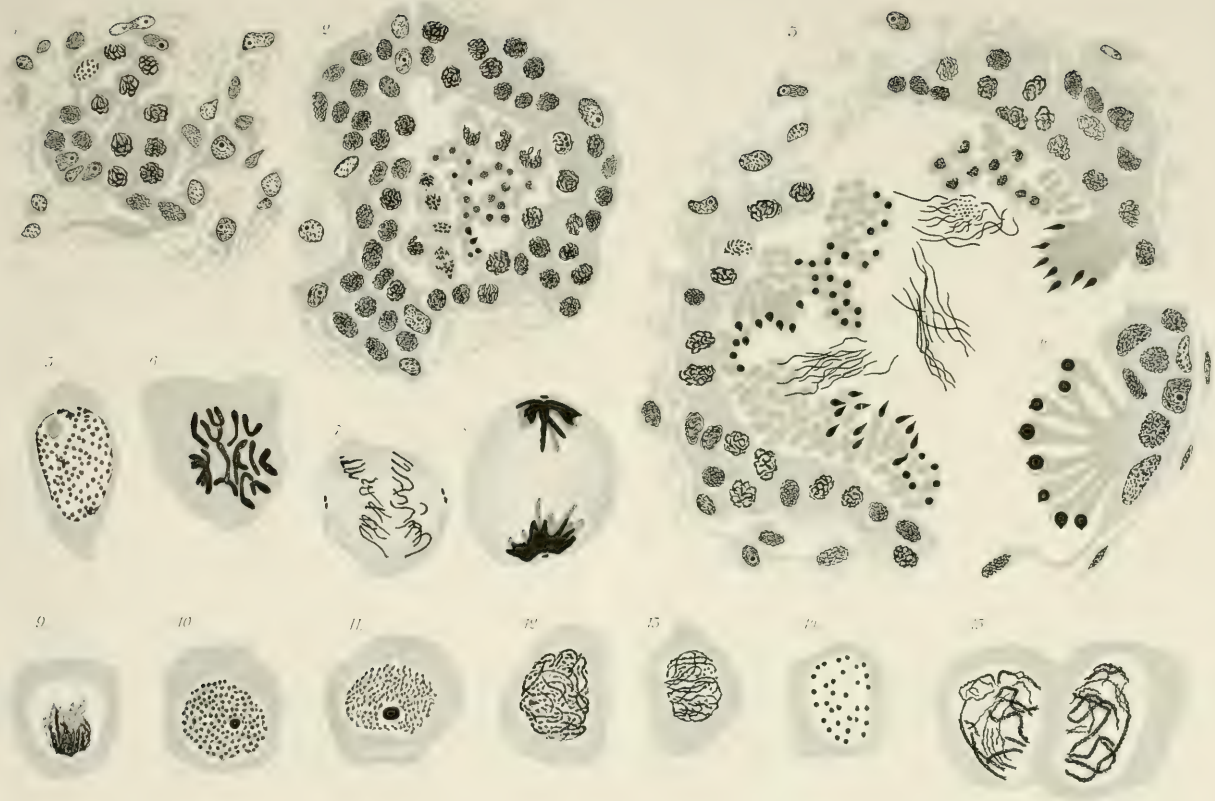

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

Fig. 13. Stadium der dünnen Chromatinschleifen; Bordeauxrot. Eisenhämatoxylin.

Fig. 14. Das gleiche Stadium, die Schleifenschenkel im Querschnitt gesehen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 15. 2 Spermatocyten im Synapsisstadium: dünne Fäden im Begriff sich zu Doppelfäden zusammenzulegen: Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Tafel 2.

Fig. 16. Stadium der dicken Chromatinschleifen, Längsspalte nicht zu sehen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 17. Dasselbe Stadium, deutlich 8 Schleifen sichtbar; Längsspalte nicht zu sehen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 18 und 19. Dasselbe Stadium, in Fig. 18 4 Schleifen eingezeichnet, in Fig. 19 die andern 4 Schleifen desselben Kerns. Längsspalte sichtbar.

Fig. 20. Dasselbe Stadium; von der Seite gesehen, nach welcher die Schleifenenden konvergieren; 15 freie Enden zu zählen; Hämatoxylin, Pikrokarmin.

Fig. 21 und 22. Dasselbe Stadium, die Schleifen im optischen Querschnitt gesehen. 16 bzw. 17 Fadenquerschnitte zu zählen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 23—25. Zweiteilung des Nucleolus: Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin (stark entfärbt).

Fig. 26—28. Einzelfäden trennen sich wieder; nur ein Teil oder Stücke der Doppelfäden eingezeichnet; Fig. 27 mit Hämatoxylin, Pikrokarmin, die andern mit Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin gefärbt.

Fig. 29. Chromatin dicht zusammengeknäuelt; Hämatoxylin, Pikrokarmin.

Fig. 30. Ausbildung der Chromosomen; Hämatoxylin, Pikrokarmin.

Fig. 31. Dasselbe Stadium; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 32 und 33. 1. Reifungsspindel; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin (Fig. 33 überfärbt).

Fig. 34. Dasselbe, nur 4 Ringe eingezeichnet; Hämatoxylin, Pikrokarmin.

Fig. 35. Dasselbe; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 36. Dasselbe: Chromatinringe gedehnt; Hämatoxylin, Pikrokarmin.

Fig. 37—41. Alle Chromatinringe einiger Spermatocyten 1. Ordnung zur Vergleichung ihrer Größe.

Fig. 42. Metaphase der 1. Reifungsteilung; in mindestens 4 von den 15 sichtbaren Ringhälften eine Längsspaltung angedeutet; Hämatoxylin, Pikrokarmin.

Fig. 43. Spermatocyte 2. Ordnung in Polansicht; Chromosomen längsgespalten; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 44. Die Chromosomen einer Spermatocyte 2. Ordnung; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 45 und 46. Spermatiden in Polansicht; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 47 und 48. Spermatiden in Anaphase; in Fig. 48 ein kleiner Nucleolus sichtbar; Hämatoxylin, Pikrokarmin.

Fig. 49. Späteres Ausbildungsstadium einer Spermatide; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 50. Oocyte 1. Ordnung im Stadium der dicken Chromatinfäden, bei gleicher Vergrößerung gezeichnet; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

MAR 30 1923

Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala Dug.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Waldemar Schleip,
Dr. med.
aus Freiburg i. Br.

Naumburg a. S.
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).
1906.

Die
Entwicklung der Chromosomen
im Ei von Planaria gonocephala Dug.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Waldemar Schleip,
Dr. med.
aus Freiburg i. Br.

Naumburg a. S.
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).
1906.

Harvard College Library
DEC 11 1907
From the University
by exchange

Gedruckt mit Genehmigung der philosophischen Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

Der Dekan:
Prof. Dr. Oltmanns.

Der Referent:
Geheimrat Prof. Dr. Weismann.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 23. Heft 2. Abt. f. Anatomie. 1906.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala Dug.

Von

Waldemar Schleip,
Assistent am Zoologischen Institut in Freiburg i. Br.

Mit Tafel 1—2.

Es sind in der neuen und neuesten Zeit eine ganze Reihe von Arbeiten über die Reifung der Keimzellen erschienen, deren Ergebnisse in folgendem Punkt miteinander übereinstimmen: Die Chromosomen, welche durch die Teilung der letzten Generation von Oogonien bzw. Spermatogonien zu den Chromosomen der Oocyten bzw. Spermatocyten 1. Ordnung geworden sind, gehen nicht als solche in die Chromosomen der 1. Reifungsteilung über, sondern das aus ihnen entstandene Chromatingerüst zerfällt vollständig; einige Autoren geben sogar an, daß ein Teil des Chromatins im Kernsaft sich auflöse, oder daß sichtbare Teile desselben in das Zellplasma auswandern. Die definitiven Chromosomen der 1. Reifungsspindel gehen dann aus einer mehr oder weniger vollständigen Neuordnung des Chromatins hervor, so daß also eine Kontinuität der Chromosomen nicht bestünde. Derartige Vorgänge sind besonders von den neuesten Bearbeitern der Eireifung bei den Polycladen, Schockaert (1901 u. 1902 und Gérard (1901) beschrieben worden; ferner wenigstens ähnliches von Mattiesen (1904) für die Tricladen. Auch über die Eireifung anderer Tiergruppen sind ganz gleiche Angaben gemacht worden. Es ist nun wohl außer Frage, daß ein solcher vollständiger

Zerfall der Chromosomen, wenn er sich bewahrheiten sollte, einen großen Einfluß auf unsere theoretischen Vorstellungen von der Bedeutung der Chromosomen haben müßte, und es dürfte daher nicht wertlos sein, an einem Objekt, für welches ein solcher Zerfall beschrieben ist, die Reifungsvorgänge nachzuprüfen. Es soll daher der Zweck der vorliegenden Arbeit sein, alle Veränderungen des Chromatins von der Oogonie bis zur Ausbildung der 1. Richtungsspindel soweit als möglich zu verfolgen. Auf die beiden Reifeteilungen selbst gehe ich nicht ein, und zwar deshalb, weil es mir aus äußern Gründen während der vergangenen 2 Jahre nicht möglich war, im Herbst zur Zeit der stärksten Eiproduktion die nicht ganz leichte Konservierung der Kokons selbst vorzunehmen; überdies dürfte die Art und Weise der Reifeteilungen — ob Reduktion oder Äquation — schon ohne weiteres aus der Form der definitiven Chromosomen hervorgehen. Ferner bin ich auch nicht auf die Ausbildung der achromatischen Figur eingegangen, da ich den Beobachtungen Mattiesen's in dieser Hinsicht wenigstens nichts wesentlich Neues hinzufügen konnte.

Technisches.

Die zur Untersuchung benutzte *Planaria gonocephala* Dug. wurde im Lauf der Jahre 1904 und 1905 gesammelt und Tiere zu allen Jahreszeiten fixiert. Als Fixierungsflüssigkeit diente hauptsächlich das von Petrunkewitsch (1901) modifizierte Sublimatgemisch nach Gilson, welches sich am geeignetsten erwies zur Darstellung der chromatischen Substanz; allerdings treten die Spindelfasern dabei nicht deutlich hervor. Zur Färbung wurde die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylinmethode nach Vorbehandlung mit Bordeauxrot angewandt, außerdem noch Böhmer'sches Hämatoxylin und Gegenfärbung mit Pikrokarmin, was für viele Stadien bessere Resultate gibt als Eisenhämatoxylin. Ferner wurden Hämatoxylin-Pikrokarmin-Präparate zur Nachprüfung mit Eisenhämatoxylin umgefärbt. Die Schnittdicke betrug meistens 7,5 μ; man kann bei solcher Dicke in den hellen Keimbläschen noch die feinsten Einzelheiten erkennen und hat dabei den Vorteil, daß ein Keimbläschen in nicht zu viele Schnitte fällt; allerdings habe ich auch unter den jüngern Keimbläschen nur selten ein nicht angeschnittenes gefunden.

Das Ovarium.

Die Bedeutung, welche die das Ovarium der Turbellarien zusammensetzenden Zellen haben, ist in der Literatur schon vielfach erörtert worden. Iijima (1884) findet zwischen den Eizellen, welche zuerst in der Mitte des Ovariums heranreifen, kleine schlanke und verästelte Zellen, welche den Eiern gewissermaßen als Umhüllungsgewebe dienen; er faßt dieselben im Gegensatz zu Moseley (1874), Kennel (1879) und Lang (1884) nicht als Bindegewebszellen, sondern als Eizellen auf, welche ihr Material an andere abgegeben haben, wobei sie dann degenerieren. Lang (1884) findet zwischen den jüngsten Eiern keine Follikelzellen, sondern erst zwischen den ältern; er leitet demnach sowohl die Ei- wie die Follikelzellen von den das Keimlager bildenden Zellen ab. Curtis (1900) läßt es unentschieden, ob die zwischen den Eizellen liegenden kleinern Kerne unentwickelte Eizellen sind oder zu einem Bindegewebe gehören. Bei *Planaria maculata* konnte der gleiche Verfasser (1902) wahrscheinlich machen, daß sowohl die Eizellen wie die zwischen diesen liegenden kleinen Kerne aus den großen Kernen des Parenchyms, den sog. Bildungszellen, hervorgehen. Mattiesen (1904) erwähnt über die verschiedenen Zellarten des Ovariums nichts.

In den jüngsten Ovarien von *Plan. gon.*, welche im Januar und Februar fixiert sind, findet man folgende Zellarten: 1. Zellen ohne deutliche Abgrenzung des Zellkörpers und mit verhältnismäßig großen Kernen, welche eine stark färbbare Kernmembran, einen mit Kernfarbstoffen sich nur schwach färbenden Nucleolus und ein Chromatingerüst haben, welches wenigstens scheinbar aus zahlreichen im Kernraum verteilten unregelmäßigen Brocken besteht. Ihre Kerne gleichen vollkommen den großen im Parenchym des Tiers vorkommenden Kernen, welche die Kerne der von Keller (1894) so genannten Stammzellen sind. Die Ovarien sind auf diesen Stadien noch nicht abgrenzbar, so daß oft nicht zu entscheiden ist, ob ein solcher Kern im Ovarium oder im Parenchym liegt. Man findet auch Teilungsstadien dieser Kerne, typische Mitosen, wie sie ganz gleich auch im Parenchym zu sehen sind. Je jünger ein Ovar ist, um so mehr treten die beschriebenen Kerne in ihnen hervor. Die „Stammzellen" sind also im Einklang mit den meisten der obengenannten Autoren als die Zellen des Keimlagers aufzufassen. 2. Eizellen auf ganz jungen Entwicklungsstadien. In den ganz reifen Ovarien, aus Tieren, die im Herbst fixiert sind, kann man 3 Arten von Zellen

unterscheiden: 1. Stammzellen in viel geringerer Zahl, 2. Eizellen auf allen Entwicklungsstadien, 3. sog. Follikelzellen, d. h. Zellen mit kleinen Kernen, zwischen den reifenden Eiern liegend. Alle 3 Arten von Kernen sind aber durch Übergangsstufen miteinander verbunden, und man kann mit Sicherheit schließen, daß sowohl Eizellen wie Follikelzellen aus den Stammzellen entstanden sind. Was die sog. Follikelzellen angeht, so dienen sie wohl in der Hauptsache als Umhüllungsgewebe; doch scheint es mir wahrscheinlich, daß eine oder die andere derselben, wenn gerade an einer Stelle im Ovarium viel Platz frei wird, sich auch wieder zu einer Eizelle entwickeln kann. Wir finden hier also noch keine so starke Spezialisierung der Follikelzellen für ihre besondere Arbeitsleistung. Auf die Bedeutung, die Iijima ihnen zuspricht (s. o.), werden wir weiter unten noch zu sprechen kommen.

Einmal habe ich noch eine weitere Zellart im Ovarium gefunden, nämlich Dotterzellen. Innerhalb eines völlig normalen Ovariums, welches Eier mit schon entwickelter 1. Richtungsspindel enthielt, lagen etwa 10—12 verschieden große Zellen, deren dicht mit Chromatin erfüllter Kern sehr dunkel erschien. In ihrem Plasma fanden sich zahlreiche Dotterkugeln, und das Plasma selbst zeigte sich nach der Eisenhämatoxylinfärbung intensiv schwarz granuliert. Die Zellen waren ringsum von Eiern auf verschiedenen Altersstufen umgeben (Fig. 1). Ein Vergleich mit den Zellen der Dotterstränge zeigte, daß die beschriebenen Zellen typische Dotterzellen sind. Da nun in der Nachbarschaft der Ovarien keine Dotterstränge zu sehen sind, so ist nicht anzunehmen, daß diese Dotterzellen etwa durch Wachstumsverschiebungen in das Ovarium hineingelangt sind; sie müssen vielmehr ebenso wie die Eizellen aus den „Stammzellen“ entstanden sein, welche das Ovarium ursprünglich zusammensetzten. Dieser Befund erscheint mir deshalb erwähnenswert, weil ja die Dotterstöcke als ein Teil der weiblichen Keimdrüse aufgefaßt werden, dessen Zellen nur noch Dotter bilden, aber sich nicht mehr zu entwicklungsfähigen Eiern ausbilden. Das oben beschriebene Verhalten, das wohl sicher ein abnormes ist, da ich es nur in einem Ovarium fand, scheint mir ein neuer Beweis für diese Anschauung zu sein.

Oogonien.

Die „Stammzellen“, welche das junge Ovarium zusammensetzen, sind als Oogonien aufzufassen, da ihre Teilung ebenso verläuft wie diejenige der somatischen Zellen und da aus ihnen die Oocyten

hervorgehen. Im Ruhestadium ist der Kern einer Oogonie von einer ebenso wie das Chromatin färbbaren Membran umgeben, welcher zahlreiche Chromatinkörnchen angelagert sind. Außerdem sind viele Chromatinkörnchen unregelmäßig im Kernraum verteilt, ferner liegt darin ein kleiner runder Nucleolus, der sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzt, nach Anwendung der übrigen Kernfarbstoffe aber blaß bleibt. Die Kerne der Oogonien sind zu klein, als daß man sicher feststellen könnte, ob das Chromatin wirklich in Form von Körnchen unregelmäßig in der Kernvacuole zerstreut ist oder ob etwa die Körnchen durch ein Liningerüst zu einem oder mehreren Fäden aufgereiht sind. Die Umwandlungen, welche der Teilung einer Oogonie vorangehen, bestehen darin, daß die Kernmembran verschwindet und daß allmählich statt der Chromatinkörnchen ein immer deutlicher werdender Chromatinfaden hervorgeht; doch sind gerade diese Stadien die seltensten. Im Monasterstadium kann man bei Polansicht der Teilungsfigur die Chromosomen genauer erkennen und zählen (Fig. 2). Man sieht hier unregelmäßige Schleifen, deren Zahl in der abgebildeten Zelle 16 beträgt. Bei dieser Ansicht ist in ihnen keine Längsspaltung zu erkennen. Es sind sehr deutliche Größenunterschiede zwischen den Chromosomen einer Zelle vorhanden; da aber bei der relativen Seltenheit der Oogonienteilungen überhaupt die Stadien, in welchen die Chromosomen so gut erkennbar sind, ungemein selten vorkommen, konnte nicht festgestellt werden, ob diese Größenunterschiede konstant sind. Aus der Abbildung kann man ferner auch nicht herausfinden, daß etwa je 2 Chromosomen von gleicher Größe sind. Bei seitlicher Ansicht des Monasters sind die Chromosomen wegen ihrer dichten Lagerung nicht zu zählen, man kann aber feststellen, daß sie eine Längsspaltung erfahren. Der Nucleolus ist auf diesem Stadium schon auf nicht näher erkennbare Weise verschwunden. An den Polen der Spindel sieht man die Centriolen als kleine schwarze Punkte; zuweilen ist eine hellere homogene Zone um sie herum vorhanden.

Oocyten 1. Ordnung.

Es fragt sich: Teilen sich die „Stammzellen“ oder Oogonien, welche das ganze junge Ovarium zusammensetzen, stets ein oder mehrere Male und werden dann erst die Tochterzellen dieser sekundären Oogonien zu Oocyten 1. Ordnung, oder können sie sich direkt ohne Teilung einfach in Oocyten umwandeln? Im letztern Fall wäre natürlich die Bezeichnung Oogonie falsch und nur auf ihre Mutter-

zellen anzuwenden. Diese Frage läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden und hat auch wohl keine besondere Bedeutung. Sicher ist, daß einige der Oogonien sich teilen, wie oben beschrieben ist, und daneben ist es sehr gut möglich, daß andere sog. Oogonien sich direkt in Oocyten umwandeln. Vor allem läßt sich die Frage deshalb nicht entscheiden, weil die jüngsten Oocyten sich ebenfalls wie die Oogonien in einem vollständigen Ruhezustand befinden, sie gleichen den Stammzellen des Parenchyms und des jungen Ovariums vollständig mit der Ausnahme, daß die Kernmembran nur von zahlreichen Körnchen dargestellt wird, welche der Kernoberfläche anliegen; gleiche Körnchen liegen zerstreut im Kernraum, und wir dürfen diese vielleicht als die Microsomen des spätern Kernfadens ansehen. Ein Liningerüst habe ich nicht feststellen können. Der Nucleolus ist bald vorhanden, bald fehlt er, trotz Anwendung verschiedener Färbemethoden. Der Plasmaleib ist auf diesen Stadien noch nicht abgrenzbar, und im Plasma selbst sind keine chromatophilen Körnchen zu sehen (Fig. 3).

Wir stoßen also hier gleich auf eine Lücke in der Kenntnis der Genese der Oocyten bei unserm Objekt; es fehlen die Stadien der Anaphase, d. h. der Umwandlung der Chromosomen der eben entstandenen Oocyten in das oben beschriebene Kerngerüst. Gerade das Fehlen dieser Stadien, die sonst bei der großen vorhandenen Zahl von jungen Oocyten häufig sein müßten, spricht meiner Ansicht nach dafür, daß sich die ruhenden Kerne der Stammzellen direkt in die der Oocyten umwandeln können.

Ausbildung der dünnen Chromatinfäden (Fig. 4). Auf dem nächsten Stadium hat der Kern erheblich an Größe zugenommen. Eine Membran ist nicht mehr zu erkennen. Das Chromatin ist noch als kleine Körnchen vorhanden, aber die meisten Körnchen sind zu kürzern oder längern Fädchen aneinander gereiht; dabei erscheinen jetzt die Körnchen (= Microsomen) viel kleiner als in der Fig. 3. Ein Liningerüst ist, soweit erkennbar, nicht vorhanden. Anfangs zeigen die Fädchen keine besondere Anordnung, doch bald, selbst dann wenn sie noch kurz sind, kann man doch erkennen, daß wenigstens viele von ihnen nach einem Punkt der Kernoberfläche gerichtet sind. In diesem Ausbildungszustand ist der Nucleolus sehr deutlich geworden; er ist größer und verhält sich bezüglich seiner Färbbarkeit wie der Nucleolus der Oogonien. Auffallend ist, daß man auf diesem Stadium zuweilen 2 Kernkörperchen findet, ein auf spätern und frühern Stadien nie

beobachtetes Vorkommen. Die weitern Umwandlungen bestehen darin, daß allmählich statt der kürzern Fädchen längere hervortreten, die vorläufig noch mehr oder weniger deutlich eine Zusammensetzung aus Microsomen zeigen (Fig. 5). Durch die Sammlung des Chromatins in zusammenhängende Fäden wird die Kernvacuole, die unterdessen oft noch weiter an Größe zugenommen hat, heller. Schließlich ist folgendes Stadium erreicht (Fig. 6 u. 7): Das Chromatin ist in Form von Fäden angeordnet, welche eine glatte Begrenzung haben und demgemäß ihre Zusammensetzung aus Microsomen nicht mehr erkennen lassen. Die Dicke der Fäden ist schätzungsweise dieselbe wie die der Tochterchromosomen einer Oogonie während der Metaphase. Die Chromatinfäden zeigen eine sehr charakteristische Anordnung; sie bestehen aus einer Anzahl von Schleifen, deren Umbiegungsstellen in die helle Kernvacuole hineinsehen, während die freien Enden nach einem Punkt der Wand des ellipsoidischen Kerns gerichtet sind. Dieser Punkt kann sowohl an einem der Pole des Ellipsoids wie an einer beliebigen Stelle dazwischen liegen. Daß der Kernfaden nicht einheitlich ist, sondern, wie schon erwähnt, aus einer Anzahl von Schleifen besteht, kann man bei dieser Ansicht allerdings meistens nur schwer feststellen da die Fadenenden an der Stelle, nach welcher sie konvergieren, sehr zusammengedrängt sind. Die Fäden zeigen keine Spur einer Längsspaltung. Der große Nucleolus enthält meist 1 oder 2 verschieden große Vacuolen. Sehr charakteristisch ist seine Lage: er befindet sich immer in der Nähe der Stelle der Kernwandung, nach welcher die Fäden konvergieren. Stets ist er von letztern rings umgeben, ohne daß sie ihn aber berühren. Im Plasma findet man ab und zu einige unregelmäßige Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen. Die Centriolen habe ich hier noch nicht finden können. Die Chromatinschleifen sind, wie aus der Fig. 6 u. 7 hervorgeht, von verschiedener Länge. Die Keimbläschen sind jetzt schon so groß, daß sie nie in einen einzigen Schnitt fallen, daher ist die Bestimmung der Zahl der Schleifen so gut wie unmöglich. Sieht man eine derartige Oocyte von der Seite des Kerns aus, nach welcher die Chromatinschleifen konvergieren (Fig. 8), so kann man zunächst feststellen, daß die Schleifen wirklich freie Enden haben. Die freien Schenkel erscheinen zum Teil nur als Punkte, nämlich dann, wenn sie im Querschnitt gesehen werden. Es sind ungefähr 25—30 solcher freier Schenkel vorhanden, doch läßt sich ihre Zahl nicht mit Sicherheit bestimmen. Faßt man die Faden-

schleifen als die Chromosomen auf, welche durch die letzte Teilung einer Oogonie in die Oocyte 1. Ordnung übergegangen sind — und dazu berechtigt uns ihr weiteres Verhalten —, so müßte man 16 Fadenschleifen finden und demgemäß 32 freie Enden. Da aber nicht alle freie Fadenenden den Punkt erreichen, nach welchem sie konvergieren, so wird man öfters weniger als 32 freie Enden zählen. Andrerseits kann oft ein Schleifenschenkel infolge unregelmäßiger Krümmung doppelt gezählt werden. Alle freien Fadenenden scheinen bei dieser Ansicht gegen den Nucleolus zu konvergieren, ohne ihn aber zu berühren. Solche Oocyten können natürlich außer in den 2 beschriebenen Stellungen noch in den verschiedensten andern gesehen werden, und dann scheinen die Chromatinschleifen mehr oder weniger unregelmäßig zu verlaufen (Fig. 9).

Stadium der dicken Chromatinfäden: Die nächsten Stufen in der Ausbildung der Oocyten wollen wir vorläufig übergehen und zunächst folgendes sehr charakteristische Stadium betrachten: Das Chromatin ist wiederum in Form von Schleifen angeordnet, die sehr verschiedene Länge haben. Es ist auch hier bei seitlicher Ansicht (Fig. 13) meistens nicht möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Schleifen ein zusammenhängendes Spirem bilden oder ob sie freie Enden haben. Sie zeigen genau dieselbe Anordnung wie auf vorigem Stadium. Es sind aber folgende wichtige Unterschiede vorhanden: 1. Die Zahl der Chromatinschleifen beträgt weit weniger als 16, sie läßt sich aber nicht mit Sicherheit bestimmen, da die Kerne stets in 2 Schnitte fallen und die einzelnen Schlingen daher selbst durchschnitten sind; immerhin ist es nicht unwahrscheinlich, daß es 8 sind. 2. Die Fäden sind bedeutend dicker als vorher, ziemlich genau doppelt so dick. 3. Die Fäden sind längsgespalten; diese Spaltung ist bald sehr deutlich, bald nicht, so daß sie oft im Bild nicht ohne Übertreibung wiedergegeben werden kann. Die Fäden zeigen ferner deutlich eine Zusammensetzung aus Microsomen, die viel größer sind als die Microsomen der dünnen Schleifen; und die Spaltung beruht darauf, daß diese Microsomen in der Längsrichtung des Fadens geteilt sind. Der Nucleolus hat seine schon oben erwähnte Lage beibehalten und noch weiter an Größe zugenommen; die Vacuolen in ihm sind auch entsprechend größer geworden. Chromatophile Granula sind fast immer im Plasma zu finden. Sie liegen häufig in der Nähe der Stelle, nach welcher die Schleifen konvergieren, also auch in der Nähe des Nucleolus. Der Zellkörper ist etwas, aber nicht viel größer ge-

worden. Die Kernvacuole, die auf frühern Stadien hell war, ist jetzt von einer fädig-netzförmig angeordneten Substanz erfüllt, zeigt also ganz die gleiche Struktur wie das Plasma, nur ist sie immer noch heller. Auch im Stadium der dicken Chromatinschleifen kann man bei Ansicht von der Stelle aus, nach welcher die Fäden konvergieren, feststellen, daß kein einheitlicher Kernfaden vorhanden ist, sondern einzelne Schleifen (Fig. 14). Die Zahl der freien Enden erreicht 16 nie, in der abgebildeten Zelle sind sogar nur 9 zu sehen; der Grund, warum man die theoretisch zu erwartende Zahl 16 nie findet, sondern immer eine kleinere, ist derselbe, der schon oben für die entsprechende Erscheinung im Stadium des dünnen Spirems angeführt wurde. Der Kernfaden erscheint ferner in unregelmäßiger Ansicht, wenn man den Kern in einer andern als den beiden eben geschilderten Stellungen zu sehen bekommt (Fig. 15). Stets ist es aber auffallend, daß bedeutend weniger Windungen als im Stadium der dünnen Chromatinfäden zu sehen sind.

Entstehung der dicken Chromatinfäden aus den dünnen. — Synapsis.

Es gibt folgende Möglichkeiten für die Entstehung der eben geschilderten dicken längsgespaltenen Chromatinschleifen aus den dünnen Fäden: 1. Entweder die eine Hälfte der dünnen Schleifen ist auf irgend eine Weise verschwunden, und die übrigen haben sich verdickt und der Länge nach gespalten. 2. Oder je 2 der dünnen Schleifen sind mit je einem Ende miteinander verwachsen; durch starke Kontraktion des nun langen Fadens ist derselbe etwa doppelt so dick geworden, und dann ist die Längsspaltung aufgetreten. 3. Es könnten sich auch alle Schleifen zu einem kontinuierlichen Spirem vereinigt haben, das sich dann ebenfalls durch Kontraktion verdickte und dann in die halbe Zahl längsgespaltener Schleifen zerlegte. 4. Oder schließlich: Es haben sich je 2 der dünnen Fäden der Länge nach aneinander gelegt zu einem dicken Faden, und die Längsspalte in letzterm bedeutet die noch sichtbare Trennungslinie seiner beiden Komponenten. Welche Anhaltspunkte finden wir nun zur Entscheidung der Frage? Es sind keinerlei Zeichen vorhanden, daß ein Teil der dünnen Schleifen zu Grunde geht; es fällt also die zuerst genannte Möglichkeit hinweg. Ferner finden wir stets freie Fadenenden, so daß auch die unter 3 angeführte Entstehungsmöglichkeit nicht verwirklicht sein kann. Außerdem finden wir niemals irgend welche Zwischenstufen in der Dicke des Fadens, was

in gleicher Weise gegen die 3 ersten Entstehungsweisen spricht; immer sind entweder dünne oder dicke Fadenschleifen zu sehen. Wir haben also bisher keine Tatsache gefunden, welche gegen die zuletzt genannte Entstehungsmöglichkeit spricht; dagegen sind nun aber mehrere vorhanden, welche sehr entschieden für sie sprechen. Erstens findet man ab und zu Kerne im Stadium der dünnen Schleifen, in welchen je 2 der letztern wenigstens eine Strecke weit parallel und nahe nebeneinander verlaufen. In Fig. 10 sind, um das Bild nicht zu verwirren, nur einige Schleifen bzw. Teile von solchen eingezeichnet. Ferner sind solche Kerne verhältnismäßig häufig, in welchen neben den dicken, mehr oder weniger deutlich längsgespaltenen Schleifen noch dünne, halb so dicke wie jene, vorkommen, und man kann dann erkennen, daß mindestens sehr häufig in diesen Kernen immer 2 der dünnen Schleifen einander benachbart und auch schätzungsweise gleich lang sind (Fig. 11). Manchmal kann man auch dicke Schleifenschenkel finden, die sich an einer Stelle plötzlich in 2 dünne Fäden fortsetzen. Kerne dieser Zwischenstadien, welche man von der Seite aus sieht, nach welcher die Schleifenschenkel konvergieren, zeigen folgendes Verhalten (Fig. 12): Man sieht in ihnen einige dünne Fäden scheinbar nach dem Nucleolus konvergieren, die zum Teil wenigstens paarweise benachbart verlaufen; außerdem sind ungefähr doppelt so dicke freie Enden in Längsansicht oder im Querschnitt zu sehen, von denen einige sehr deutlich noch eine Längsspalte in der Mitte zeigen. Nun ist es ausgeschlossen, etwa anzunehmen, daß aus den dicken Chromatinschleifen durch Längsspaltung doppelt so viele dünne entstehen, da wir in diesem Fall von größern Keimbläschen und größern Eiern zu kleinern gelangen würden. Daher muß mit der Sicherheit, wie sie eben bei nicht direkter Beobachtung einer Umwandlung möglich ist, geschlossen werden, daß durch paarweises Aneinanderlegen der (wahrscheinlich 16) dünnen Chromatinschleifen die (wahrscheinlich in der 8-Zahl vorhandenen) dicken Schleifen entstehen.

Mit dem Namen Synapsis bezeichnete man früher und auch noch vielfach jetzt jenes Stadium, in welchem das Chromatin einseitig im Kern zu einem dichten Knäuel zusammengedrängt ist; ein derartiges Stadium ist in der Oogenese von *Plan. gonoc.* nicht vorhanden. Neuerdings bezeichnet man ziemlich allgemein mit Synapsis nur den Vorgang der „Konjugation zweier Chromosomen“, und wir werden deshalb die eben beschriebenen Stadien auch als Synapsis bezeichnen dürfen. Die oben erwähnte einseitige Zusammendrängung

des Chromatins scheint bei vielen Objekten eine Begleiterscheinung der paarweisen Zusammenlegung der Chromosomen zu sein.

Das scheinbare postsynaptische Kerngerüst. Unmittelbar nachdem die dünnen Fäden sich paarweise zu den dicken vereinigt haben, ist die Verklebung so dicht, daß der Doppelcharakter der Schleifen nur undeutlich erkennbar ist (Fig. 13—15). Während der folgenden Veränderungen geht dann die charakteristische, nach einem Punkt der Kernmembran gerichtete Lage der Schleifenschenkel verloren, wenigstens ist sie zunächst nicht erkennbar (Fig. 16—19). Gleichzeitig beginnt die Längsspaltung wieder deutlicher zu werden. Sie beruht darauf, daß die verhältnismäßig großen Microsomen, welche die dicken Fäden zusammensetzen, in der Längsrichtung des Fadens gespalten erscheinen; zwischen den Microsomen ist die Spaltung nicht zu sehen (Fig. 16 u. 17). Dadurch kommt das Bild zustande, als ob die dicken Fäden aus zahlreichen sehr kleinen Ringen oder Kettengliedern zusammengesetzt seien (Fig. 16 u. 17). Nun haben wir gesehen, daß die Chromatinschleifen durch paarweises Aneinanderlegen von dünnen Schleifen entstanden sind, und wir werden daher auch annehmen müssen, daß die verhältnismäßig großen Microsomen, welche die dicken Schleifen zusammenzusetzen scheinen, solange letztere die Längsspaltung undeutlich zeigen, in Wirklichkeit aus 2 aneinandergelegten kleinen Microsomen bestehen, wie sie in den dünnen Fäden zu erkennen waren. Der Spalt in den größern Microsomen bedeutet dann die Trennungslinie zwischen den beiden kleinern, die die erstern zusammensetzen. Indem sich die beiden Hälften eines Doppelfadens allmählich auf größere Strecken hin voneinander lösen, geht die geschilderte Kettenform dann wieder verloren; gleichzeitig strecken sich die Einzelfäden wieder etwas, und man sieht sie daher wieder aus den kleinen Microsomen zusammengesetzt. Es mag hier erwähnt werden, daß die Microsomen überhaupt weder alle eine gleichmäßige Größe noch eine regelmäßige Form haben; aber es ist wohl keine unwahrscheinliche Annahme, wenn man vermutet, daß das an den lebenden Microsomen anders ist als an den fixierten, geschrumpften und mit Farbstoff imprägnierten.

Schließlich sieht ein Kern dieses Stadiums so aus, als ob das ganze Chromatin unregelmäßig in Körnchen oder kürzere Stränge verteilt wäre. Doch zeigt sich bei genauester Betrachtung stets, daß im Kern ziemlich lange Fäden vorhanden sind, von denen je 2 mehr oder weniger innig miteinander verklebt oder umeinander

herumgewunden sind, und daß ferner alles Chromatin zu dem einen oder dem andern dieser Fadenpaare gehört. Fig. 19 zeigt einen solchen Kern; in demselben konnten aber nur einzelne Chromatinkörnchen am Rande als nicht zu einem Faden gehörig erkannt werden, und zwar deswegen, weil ihre Fortsetzung durch den Schnitt abgetrennt war. Die Fäden dehnen sich auf diesem und auch auf den folgenden Stadien so weit aus, daß sie an einzelnen Stellen sehr dünn sind und ihre Microsomen weit auseinander liegen; dann erscheint namentlich nach Eisenhämatoxylinfärbung ein Faden manchmal unterbrochen, während in Präparaten, die mit Böhmer'schem Hämatoxylin gefärbt sind, stets noch ein Zusammenhang erkennbar ist.

Eine weitere sehr charakteristische Veränderung auf diesem Stadium ist folgende: Alle Chromatinfäden rücken an die Oberfläche des Kerns und legen sich ihr dicht an (eine Kernmembran ist zuweilen schwach angedeutet sichtbar), während das Kerninnere gar kein Chromatin mehr enthält. Auf einem Schnitt mitten durch ein solches Keimbläschen (Fig. 20) besteht dann scheinbar das Chromatin nur aus einigen Körnchen an der Peripherie. Fig. 21 zeigt ein gleiches Keimbläschen bei verschiedener Einstellung; bei a ist es nach einem Schnitt ungefähr durch die Kernmitte gezeichnet; bei b ist die Hälfte der kugligen Kernoberfläche auf eine Ebene projiziert, und da sieht man die Doppelfäden recht deutlich.

Während dieser Veränderungen hat das Keimbläschen an Größe zugenommen; ebenso der Nucleolus, dessen Vacuolen sehr deutlich hervortreten. Besonders ist aber der Zelleib gewachsen, wie aus einem Vergleich zwischen den verschiedenen Abbildungen hervorgeht. Es muß auch eine Veränderung in dem Plasma vor sich gegangen sein, indem sein Netzwerk grobmaschiger ist (in den Figuren nicht genügend hervorgehoben) und häufig mehrere Vacuolen einschließt. Auch hier findet man häufig Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen. Es fragt sich, woher dieselben stammen. Ich habe niemals etwas gefunden, was dafür spricht, daß Chromatinpartikelchen aus dem Kern ins Plasma übertreten, doch kann man eine andere Quelle ihrer Entstehung finden. Oft sieht man, wie der Nucleolus kleine mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Körperchen abschnürt. Diese treten aus dem Kern aus und sind im Plasma an ihrer Gestalt leicht wieder zu erkennen; außerdem färben sie sich mit Böhmer'schem Hämatoxylin wie der Nucleolus blaß. Durch spätere Deformierung entstehen dann die mehr un-

regelmäßig geformten Granula. Diese Abschnürungsvorgänge am Nucleolus sind auf spätern Stadien noch häufiger (Fig. 26).

Ausbildung der definitiven Chromosomen der 1. Richtungsspindel. Nachdem die Chromatinfäden eine Zeitlang in der oben beschriebenen Weise der Kernoberfläche angelegen und so scheinbar ein zweites, postsynaptisches Spirem gebildet hatten, tritt allmählich wieder eine Kontraktion der Fäden ein. Dadurch werden sie etwas dicker, ferner decken sie sich nicht mehr so häufig, so daß das ganze Bild übersichtlicher wird (Fig. 23—27). Man findet dann in jedem Kern 8 Fadenpaare von sehr verschiedener Länge: die beiden Fäden jedes Paars sind an einzelnen Stellen miteinander verklebt oder sie sind umeinander herumgewickelt. Dadurch nehmen die Doppelfäden wiederum das Aussehen einer Kette an, wobei die Kettenglieder aber größer sind als bei der frühern Kettenform und nicht so regelmäßig. Die Enden der Einzelfäden sind miteinander verklebt oder frei. Die Microsomen sind gut erkennbar. Leider ist es nicht möglich, auf diesem Stadium alle Doppelfäden mit dem Zeichenapparat zu zeichnen, um eine Vergleichung ihrer Größe vorzunehmen; denn die Keimbläschen fallen infolge ihrer Größe meistens in 3 Schnitte, und dabei werden die Doppelfäden auch mit durchschnitten; außerdem sieht man einige der letztern stets in Verkürzung. In den Einzelfäden tritt nun während ihrer Dickenzunahme eine Längsspaltung auf, die aber fast immer sehr undeutlich bleibt; am besten ist sie noch an den freien Fadenenden zu erkennen, namentlich dann, wenn die Enden der Einzelfäden miteinander verklebt sind; an diesen Stellen weichen die Längshälften oft stark auseinander (Fig. 28). Während der Verkürzung bilden sich die Doppelfäden zu mehr regelmäßigen Figuren um, wie sie in Fig. 27 u. 28 abgebildet sind, zu den bekannten Ringen, Achtern usw. Oft scheint die Anordnung, welche die dünnen und die dicken Fäden eines viel frühern Stadiums zeigten, auch hier noch erhalten zu sein, wie aus Fig. 22 u. 24 hervorgeht.

Wenn die Eier sich anschicken, die 1. Richtungsspindel auszubilden, dann gehen die Doppelchromosomen anscheinend ziemlich rasch eine auffallende Veränderung ein; denn man findet nur selten Zwischenstufen. In den Figg. 29—31 sind alle 8 Doppelchromosomen in Polansicht abgebildet, nur in Fig. 29 fehlt eins, das im nächsten Schnitt liegt. Sie stellen in vielen Fällen unregelmäßige, meist etwas gestreckte Chromatinbrocken dar, die nur das Gemeinsame haben, daß sie stets ihre Doppelnatur durch eine in ihrer Längs-

richtung verlaufende Spaltung zu erkennen geben. In andern Fällen bestehen sie deutlich aus 2 nebeneinander liegenden Stäbchen. Nur selten findet man noch deutliche Ringe, wenigstens bei Polansicht (Fig. 29). In einigen der Doppelchromosomen kann man auch jetzt noch mit Sicherheit die Längsspaltung der Einzelchromosomen feststellen (Fig. 31). Einige Zwischenformen zwischen diesen ausgebildeten Doppelchromosomen und den Ketten der Figg. 26 u. 27 sind in Fig. 28 dargestellt. Die Chromosomen haben also eine sehr starke Verkürzung erfahren, wobei gleichzeitig ihre Zusammensetzung aus Microsomen verloren gegangen ist. Es fragt sich, ob die oben geschilderten unregelmäßigen Doppelchromosomen abnorm oder Kunstprodukte sind; und ich glaube, daß sie in vielen Fällen infolge der Fixierung ihre normale Form von Ringen verloren haben; wahrscheinlich sind sie gerade in diesem Stadium weich und daher durch äußere Einflüsse leicht deformierbar. Bei seitlicher Ansicht der 1. Richtungsspindel (Fig. 32) sieht man öfters die Ringform sehr deutlich und kann feststellen, daß die eine Ringhälfte dem einen und die andere dem gegenüberliegenden Spindelpol zugewandt ist. Sehr gut sind jetzt noch die Größenunterschiede der Doppelchromosomen erkennbar, doch ist es meiner Ansicht nach nicht möglich, konstante Größendifferenzen festzustellen.

Der Nucleolus ist auf diesen Stadien verschwunden; ganz sicher bin ich über sein Schicksal nicht geworden, doch scheint er allmählich immer mehr oder größere Vacuolen in sich zu bilden, bis er sich schließlich ganz auflöst. Manchmal ist er von einer großen Vacuole ganz ausgefüllt bis auf eine dünne, dieselbe umgebende Membran. Im Plasma sind zu dieser Zeit auch alle mit Eisenhämatoxylin färbbaren Granula verschwunden. Eigentümlich ist, daß in manchen Eiern ein Teil des Plasmas, und zwar ein peripher gelegener, sich dunkler färbt als das übrige (Fig. 29 u. 31). Es könnte das vielleicht mit der Auflösung der Kernvacuole und dem Eindringen des Kernsafts in das Plasma zusammenhängen, es kann aber ebensogut ein Kunstprodukt sein.

Degeneration von Oocyten.

In jedem Ovarium ist eine sehr große Anzahl von Eiern vorhanden. Selbst wenn ein Tier eine Menge von Eikokons produziert, so können bei der geringen Zahl von Eizellen in einem Kokon doch nur ein Teil aller vorhandenen Eier zur Entwicklung gelangen. Wir sehen daher in jedem Ovarium bald mehr, bald weniger Ei-

zellen einem Degenerationsprozeß anheimfallen. Dieses Schicksal kann die Oocyten sowohl auf einem sehr jungen wie auf einem weit vorgeschrittenen Stadium treffen: letzteres scheint das häufigere zu sein. Die Degeneration beginnt im Kern, während das Plasma anfangs noch normal bleibt. Das Chromatin verliert seine Anordnung in Fäden und klumpt sich mehr und mehr zusammen; der Nucleolus zerfällt in mehrere Stücke (Fig. 34a u. b). Dann nimmt auch der Zelleib an Größe ab und färbt sich dunkler, wobei die Kernvacuole immer deutlich sichtbar bleibt, wenn auch in geschrumpftem Zustand (Fig. 35a). In einigen sehr vorgeschrittenen Fällen von Degeneration findet man neben den Resten des Nucleolus kein Chromatin mehr, dafür aber in dem dunklen Plasma zahlreiche, nadelförmige, mit Eisenhämatoxylin geschwärzte Gebilde, deren chemische Natur nicht festgestellt wurde (Fig. 35b). Fig. 33 zeigt schließlich noch eine Oocyte, deren Plasmaleib noch ganz normal ist, während das Chromatin zu einem mit Vacuolen durchsetzten Klumpen zusammengeballt ist. Im Kern wie im Plasma sind mehrere Kugeln vorhanden, die sich mit Böhmer'schem Hämatoxylin blaß gefärbt haben; in Eisenhämatoxylinpräparaten findet man ganz ähnliche, dunkel gefärbte Gebilde; man muß daher wohl annehmen, daß sie von dem färberisch sich ganz gleich verhaltenden Nucleolus abstammen. Zuweilen findet man Oocyten mit zusammengeklumptem Chromatin, welche 3 Centrosomen mit Strahlung enthalten. Die Degeneration dürfte wohl durch lokalen Nahrungsmangel bedingt sein, manchmal vielleicht auch durch zu langes Verweilen der Oocyten mit ausgebildeter 1. Richtungsspindel im Ovarium.

Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß das bei der Verkleinerung einer Eizelle freiwerdende Material von günstiger gestellten benachbarten Eizellen als Nahrung verwertet wird; es muß dies in verflüssigtem Zustand geschehen, da man eine direkte Aufnahme von degenerierten Eizellen in normale nicht beobachten kann. Die heranwachsenden Embryonen bzw. Eier der Tricladen werden also nicht nur von Dotterzellen, d. h. von spezialisierten Eizellen ernährt, sondern auch von degenerierten. Gleiches berichtet Schubmann (1904) für die Eier von *Fasciola hepatica* L., bei welchen aber außer den zwei schon genannten Ernährungsformen noch ein sog. Eistiel vorhanden ist und für Zufuhr von Nahrungsmaterial sorgt. Iijima (1884) nimmt, wie schon oben erwähnt, an, daß die kleinen schlanken Zellen im Ovarium (Follikelzellen anderer Autoren) degenerierte Eizellen seien, welche ihr Plasma als Nährmaterial an

andere Eier abgegeben haben; doch wird diese Auffassung nicht haltbar sein, da die sog. Follikelzellen dann doch auch in ihrem Kern Zeichen von Rückbildung oder Auflösung zeigen müßten, was nicht der Fall ist.

Zusammenfassung und Deutung der Befunde.

1. Die Oogonien, welche sich von den im Parenchym des Tiers liegenden großkernigen sog. Stammzellen ableiten, enthalten 16 Chromosomen von verschiedener Größe, ohne daß aber nachweisbar ist, daß je 2 derselben gleich groß sind. Ihre Chromosomen teilen sich durch Längsteilung.

2. Die Umwandlung der Tochterchromosomen der letzten Teilung, welche der Bildung der Oocyten vorangeht, in das ruhende Kerngerüst der jüngsten Oocyten konnte nicht verfolgt werden. Ebenso konnten in diesem ruhenden Kerngerüst die einzelnen Chromosomen nicht mehr gesondert erkannt werden. Es sind also in diesem Stadium die Chromosomen entweder wirklich in einzelne Körnchen zerfallen, oder sie scheinen es nur zu sein, weil der Zusammenhang der letztern nicht nachweisbar ist. Über diese Frage hoffe ich bei der Untersuchung der Spermatogenese des gleichen Objekts Klarheit zu erhalten. Jedenfalls hat diese Chromatinverteilung mit dem auf viel späterm Stadium nach Angabe mehrerer Autoren vorkommenden postsynaptischen Zerfall der Chromosomen nichts zu tun.

3. Aus dem ruhenden Kerngerüst entwickeln sich eine größere Anzahl (wahrscheinlich 16) verschieden lange, dünne Schleifen, deren Schenkel nach einem Punkt konvergieren. Durch paarweises Zusammenlegen von je 2 dünnen Fäden entstehen (wahrscheinlich 8) dicke längsgeteilte Schleifen (Synapsis). Die 16 dünnen Schleifen entsprechen den 16 Chromosomen der Oogonien; die dicken Schleifen sind also Doppelchromosomen.

4. Es legen sich nicht nur die Chromosomen als Ganzes aneinander, sondern es scheint, als ob auch je 2 Microsomen sich aneinanderlegen.

5. Die paarweise verbundenen Fäden entfernen sich dann wieder mehr voneinander; gleichzeitig strecken sie sich und legen sich der Kernoberfläche dicht an, wobei die Anordnung des Chromatins in 8 Doppelfäden undeutlicher wird. Es entsteht also, aber nur scheinbar, ein postsynaptischer Zerfall der Doppelchromosomen. Tatsächlich aber bleiben die Chromosomen erhalten. Es spricht nichts

dafür, daß ein Teil des Chromatins sich auflöst oder in das Plasma ausgestoßen wird.

6. Aus den Doppelfäden entstehen durch Verkürzung die 8 mehr oder weniger deutlich ringförmigen Doppelchromosomen der 1. Richtungsspindel. In jedem Einzelchromosom tritt eine undeutliche Längsspaltung auf. In der 1. Richtungsspindel sind die Doppelchromosomen so orientiert, daß ihre beiden verschiedenen Ringhälften nach den beiden verschiedenen Polen sehen.

7. Die Ringe sind den sogen. Tetraden durchaus vergleichbar, da sie 2 Trennungslinien enthalten, von denen die eine ganze Chromosomen scheidet, die andere dagegen Längshälften eines Einzelchromosoms. Voraussichtlich ist die 1. Teilung eine Reduktionsteilung, indem sie die in der Synapsis vereinigten Einzelchromosomen (= Ringhälften) trennt, und die 2. eine Äquationsteilung, falls in ihr die schon vorher angedeutete Längsspaltung der Einzelchromosomen durchgeführt wird.

8. Der Nucleolus zeigt eine typische Lagerung in Beziehung auf die Chromosomen; sonst aber steht er in keiner erkennbaren Beziehung zu dem Chromatin. Die Abschnürung der rundlichen, in das Ei auswandernden Körper kann als ein Secretionsprozeß angesehen werden.

Vergleich mit den frühern Beschreibungen der Eireifung bei den Turbellarien.

Bei den Tricladen hat wie oben erwähnt kürzlich erst Mattiesen (1904) die Oogenese untersucht und ist auch auf die Ausbildung der Chromosomen näher eingegangen. Die großen Verschiedenheiten, welche zwischen seinen Ergebnissen — er studierte die Eireifung an *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria torva* und *polychroa* — und meinen eignen hervortreten, machen es erforderlich, ausführlicher auf seine Resultate einzugehen, da wir doch bei der nahen Verwandtschaft aller *Planaria*-Arten einen wenigstens in den Hauptzügen gleichen Reifungsvorgang erwarten müssen. Die Beschreibung, welche Mattiesen für die das jüngste Ovarium zusammensetzenden Zellen gibt, stimmt in der Hauptsache mit meinen Befunden überein, wenn auch unsere Abbildungen etwas verschieden sind. Er sagt übrigens nichts darüber, ob auch typische mitotische Teilungen (der Oogonien) im Ovarium vorkommen. Im Vergleich zu den reifen Keimbläschen erscheinen die Kerne seiner jüngsten Eizellen sehr groß; allerdings ist es fast unmöglich, einen solchen Vergleich anzustellen, da

Mattiesen die verschiedenen Figuren, wie er selbst erwähnt, bei verschiedenen Vergrößerungen gezeichnet hat und diese nicht angibt. Die Eireifung beginnt nun nach Mattiesen damit, daß sich das Chromatin um den Nucleolus zu einem kompakten Knäuel zusammenballt und sich dabei zu einem oder mehreren sehr langen Fäden vereinigt. Während dieses Stadiums soll der Nucleolus verschwinden, um später wieder zu erscheinen. Dieses Stadium sieht Mattiesen als Synapsis an, welche wohl „sozusagen ein Umgießen des Chromatins in neue Formen" bezwecke. Das beschriebene Stadium ist nun, wie aus der weitern Beschreibung hervorgeht, meinem Stadium der dicken Chromatinschleifen homolog und stellt also auch wirklich in Übereinstimmung mit meinen Befunden die Synapsis dar. Es ist nun sehr gut möglich, daß sich bei den von Mattiesen untersuchten Arten die dicken Chromatinschleifen zu einem kompakten Knäuel zusammendrängen; allerdings habe ich davon bei *Dendrocoelum lacteum*, welches ich nebenbei auch mit untersucht habe, nichts gesehen. Es ist aber auch möglich, daß die beschriebenen kompakten Knäuel Degenerationsprozesse oder Kunstprodukte sind, und Mattiesen hält dieses selbst ja bei einigen Zellen, die 2 solche Knäuel enthalten, nicht für ausgeschlossen. Jedenfalls aber müssen wir in der sogen. Synapsis einen andern Vorgang suchen als eine Umgießung des Chromatins in neue Formen. Alle frühern Stadien der Eireifung bei *Plan. gon.*, z. B. das der dünnen Schleifen, welches ich auch bei *Dendrocoelum lacteum* fand, beschreibt Mattiesen nicht.

Der weitere Reifungsprozeß soll nun darin bestehen, daß der Chromatinknäuel sich wieder lockert und zu einem typischen Spiremstadium überleitet. Darauf soll eine Längsspaltung des Fadens auftreten und zwar so, daß sie in bestimmten Abständen unterbleibt, so daß eine Kette entsteht. Die Kettenglieder, deren Zahl meistens um 16 herum betragen soll, lösen sich dann voneinander und bilden sich zu einzeln liegenden Vierergruppen um, während andere solcher Vierergruppen zu langgestreckten Gruppen vereinigt bleiben. Diese Beschreibung paßt ziemlich genau auf die postsynaptischen Stadien der Eireifung bei *Plan. gon.* mit den Ausnahmen, daß hier erstens kein typisches Spirem entsteht, sondern die Schleifen gesondert bleiben, daß zweitens die Kettenglieder sich nicht voneinander lösen, sondern die Doppelfäden erhalten bleiben, und daß drittens die Kettenglieder sich weder zu Tetraden umbilden noch überhaupt jemals irgendwie in konstanter Zahl auftreten. Die beschriebenen Tetraden sollen nun aber nach Mattiesen den Vierergruppen im gewöhnlichen Sinne

nicht entsprechen, sondern es sollen aus allen diesen scheinbaren Tetraden, sowohl den zu Gruppen vereinigten wie den einzeln liegenden, 4 kompakte gedrungene Chromosomen hervorgehen. Mattiesen läßt unaufgeklärt, was die Tetradenbildung bedeuten solle. Zu erwähnen ist, daß er ebensowenig wie ich den Austritt von Chromatin aus dem Kern oder die Auflösung von Chromatin im Kernsaft beobachtet hat. Während der Bildung der 1. Äquatorialplatte sollen nun die definitiven Chromosomen, deren es wie bei meinem Objekt 8 sind, durch Querteilung aus den vorher vorhandenen 4 hervorgehen: doch beruht die Angabe nur auf der Beobachtung, daß die Chromosomen während ihrer Vermehrung von 4 auf 8 verschiedene Länge haben. Bei *Plan. gon.* ist gar nichts zu sehen, was diesen Vorgängen ähnelt: wir haben daselbst von vornherein 8 Doppelfäden, die sich zu den 8 Ringen der 1. Richtungsspindel umwandeln. Man darf daher wohl annehmen, daß Mattiesen sich durch eine entfernte Ähnlichkeit einzelner Kettenglieder mit Tetraden und durch Kunstprodukte hat täuschen lassen. Auf die ebenfalls einzeln dastehende Art und Weise der beiden Reifeteilungen selbst, welche Mattiesen beschreibt, kann hier nicht eingegangen werden, da ich sie in der vorliegenden Arbeit nicht nachgeprüft habe.

Das, was N. M. Stevens (1904) über die Eireifung von *Planaria simplicissima* bringt, ist nur wenig; sie findet eine 2malige Längsteilung der Chromosomen und auffallenderweise bald 6, bald 3 Chromosomen oder auch Mittelzahlen. Über die frühern Stadien der Eireifung erwähnt Stevens nichts.

Die Reifungsvorgänge bei den Polycladen dürfen wir natürlich nicht ohne weiteres mit denen der Tricladen vergleichen, denn es ist nicht ausgeschlossen, daß sie bei den beiden Abteilungen der Dendrocölen etwas verschieden verläuft. Da wir aber in den Arbeiten verschiedener Autoren Figuren finden, welche sehr ähnlich denen bei *Plan. gon.* sind, so dürfte es doch angebracht sein, zu untersuchen, ob die eingangs erwähnte Verschiedenheit zwischen ihren und meinen eignen Resultaten vielleicht nicht darauf beruhen, daß die Figuren bisher falsch gedeutet wurden. Die frühern Bearbeiter der Eireifung bei den Polycladen Van der Stricht (1898), Klinckowström (1897) und Francotte (1898) sind auf die vorbereitenden Stadien der Eireifung so gut wie nicht eingegangen. Erst Schockaert (1901 u. 1902) und Gérard (1901) haben diese Lücke wenigstens teilweise ausgefüllt. Ersterer kam

zu folgenden Ergebnissen: Er beobachtete in den jüngsten Oocyten eine Anzahl (wahrscheinlich 9) Kernschlingen, welche aus einer Doppelreihe von Granula bestehen und nach einem Pol des Kerns gerichtet sind. Wir haben hier also fast genau dasselbe Bild wie bei *Plan. gon.*, Schockaert deutet die Schlingen aber ganz anders. Nach seiner Ansicht sind die 9 Schlingen direkt aus den 18 Tochterchromosomen der letzten oogonialen Teilung hervorgegangen und zwar dadurch, daß sich je 2 Tochterchromosomen mit je einem Ende vereinigt haben. Die Zusammensetzung der 9 Schleifen aus einer Doppelreihe von Granula sei das Resultat einer Längsspaltung. Nun hat Schockaert die Teilung der Oogonien nicht beobachtet, und deshalb ist seine Deutung der eben beschriebenen Zellen als jüngste Oocyten nicht genügend begründet. Ich halte es demnach nicht für ausgeschlossen, daß Schockaert die wirklich jüngsten Stadien der Oocyten nicht gefunden hat, besonders also das Stadium der dünnen Chromatinschleifen und die Synapsis. Nun beschreibt Schockaert weiter, daß die 9 längsgespaltenen Chromatinschleifen vollkommen zerfallen, so daß zwischen ihnen und dem spätern Kernfaden keinerlei morphologischer Zusammenhang bestehe. Der spätere Kernfaden bilde sich vielmehr dadurch heraus, daß eine Anzahl Granula sich zu einem Faden aneinanderreihen, während andere Körnchen isoliert bleiben. Von dem neuentstandenen Faden zerfallen wiederum einige Stücke, andere bleiben erhalten, wachsen heran und teilen sich der Länge nach; diese Längsteilung verschwindet später zwar wieder, kann aber vielleicht der Vorläufer der Längsteilung der Chromosomen während der 2. Reifungsteilung sein. Die Befunde einer frühen Längsteilung stimmen also mit meinen eignen überein, nicht aber der Zerfall, und sogar ein zweimaliger Zerfall des Chromatins. Bei *Planaria gonocephala* ist nichts derartiges zu beobachten. Vorausgesetzt also, daß der Reifungsprozeß bei den Polycladen und den Tricladen wenigstens ähnlich verläuft, muß man annehmen, daß Schockaert übersehen hat, daß alle die scheinbar einzeln liegenden Körnchen doch tatsächlich zu einem Faden vereinigt bleiben. Es mag dies mit daran liegen, daß Schockaert fast ausschließlich mit Eisenhämatoxylin gefärbt hat; und nach meinen Erfahrungen werden bei der Reduktion der Färbung mit Eisensalzlösung oft kleinste Partikelchen, welche den Zusammenhang mit den größern darstellen, entfärbt und daher unsichtbar. — Nun findet aber Schockaert auch Doppelchromosomen, deren Komponenten sich bei der 1. Reifungsteilung voneinander trennen. Diese

sollen aber dadurch entstehen, daß der einfache Faden sich wie ein doppelt genommener Bindfaden doppelt legt und daher aus 2 Schenkeln besteht, die sich aneinanderlegen und umeinanderwickeln und sich dann segmentieren (vgl. sein Schema). Ich muß gestehen, daß auch ich lange Zeit dieses bei *Plan. gon.* für verwirklicht gehalten habe, bis mir die jüngsten Stadien der Oocyten auffielen und bis ich erkannte, daß die Schenkel des Doppelfadens durch Auseinanderweichen der Längshälften der dicken Schleifen entstanden sind.

Gérard (1901) hat bei *Prosthecereus rittatus*, *Stylochus* und *Leptoplana* im wesentlichen dasselbe gefunden wie Schockaert bei seinem Objekt, und es ist daher nicht nötig, näher auf seine Beschreibung einzugehen. Auffallend ist, daß er die polare Anordnung der Kernschleifen, die Schockaert sehr gut zeichnet, nicht gefunden hat.

Über den Reifungsprozeß in den Eiern der Rhabdocölen besitzen wir nur eine ganz kurze Angabe von Bresslau (1904); derselbe fand in der 2. Richtungsspindel des Eies von *Mesostomum ehrenbergi* 10 Chromosomen von etwa Vförmiger Gestalt. 5 von diesen sollen in der Eizelle verbleiben, die andern in das 2. Richtungskörperchen eintreten. Danach würde also der Reifungsmodus in den Eiern der Rhabdocölen wesentlich von dem bei unserm Objekt verschieden sein; doch dürfte erst die von Bresslau in Aussicht gestellte ausführlichere Arbeit abzuwarten sein.

Es ist hier nicht meine Aufgabe, eingehender die Literatur über Reductionsteilung zu besprechen; es sei aber kurz hervorgehoben, daß die Vorgänge der Eireifung bei *Plan. gon.* nicht allein dastehen, sondern daß ähnliches schon mehrfach gefunden wurde. Um nur eins herauszugreifen, möchte ich auf die große Ähnlichkeit meiner Befunde mit den Reifungsvorgängen bei *Myrine* und *Spinax* hinweisen, die A. u. K. E. Schreiner (1904) beschrieben haben.

Zum Schluß sei mir gestattet, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Weismann meinen herzlichen Dank dafür auszusprechen, daß er, seitdem ich in seinem Institut weile, in mir das Interesse für die kerntheoretischen Fragen erweckt und wachgehalten und meine Arbeit mit Interesse verfolgt hat.

Literaturverzeichnis.

BRESSLAU, E., 1904, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien, I. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76.

CURTIS, W. C., 1900, On the reproductive system of Planaria simplicissima, a new species, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat.

—, 1902, The life history, the normal fission and the reproductive organs of Planaria maculata, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 30, No. 7.

FRANCOTTE, P., 1898, Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 6.

GÉRARD, O., 1901, L'ovocyte de premier ordre du Prostheceraeus vittatus, in: Cellule, Vol. 18.

JIJIMA, J., 1884, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasser-Dendrocoelen (Tricladen), in: Z. wiss. Zool., Vol. 40.

KELLER, J., 1894, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süsswasserturbellarien, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 28.

KENNEL, J., 1879, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien Rhynchodesmus terrestris O. F. MÜLL. und Geodesmus bilineatus METSCHN., in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Vol. 5.

LANG, A., 1884, Die Polycladen des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Golf Neapel, Monogr. 11.

MATTIESEN, E., 1904, Die Eireifung und Befruchtung der Süsswasserdendrocoelen, in: Zool. Anz., Vol. 27.

—, 1904, Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 77.

MOSELEY, H. W., 1874, On the anatomy and histology of the Landplanarians of Ceylon, with some accounts of their habits etc., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London.

PETRUNKEWITSCH, A., 1901, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat.

SCHOCKAERT, R., 1900, Nouvelles recherches sur la maturation de l'ovocyte de premier ordre de Thysanozoon Brocchi, in: Anat. Anz., Vol. 18.

—, 1901, L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi, I. Partie, in: Cellule, Vol. 18.

—, 1901, L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi, II. Partie, ibid., Vol. 20.

Schreiner, A. und K. E., 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren, in: Anat. Anz., Vol. 24.

Stevens, N. M., 1904, On the germ cells and the embryology of Planaria simplicissima, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.

Van der Stricht, 1898. La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'oeuf de Thysanozoon, in: Arch. Biol., Vol. 15.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe entworfen bei einer Tubuslänge von 160 mm. Bei Fig. 1 wurde Zeiss Apochrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 2 angewandt, bei allen andern Zeiss Apochrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 6.

Tafel 1.

Fig. 1. Schnitt durch Ovarium. Zwischen den verschieden alten Eizellen 6 dunkel gefärbte Dotterzellen.

Fig. 2. Oogonie, Monaster in Polansicht; 16 Chromosomen.

Fig. 3. Jüngste Oocyte. Kern im Ruhezustand.

Fig. 4. Anordnung der Microsomen zu Fädchen.

Fig. 5. Dasselbe in vorgeschrittnerm Stadium.

Fig. 6 und 7. Stadium der dünnen Chromatinschleifen, von der Seite gesehen.

Fig. 8. Dasselbe von unten gesehen, d. h. von der Seite, nach welcher die Schleifenschenkel konvergieren.

Fig. 9. Dasselbe: Schleifen anscheinend unregelmäßig angeordnet; schräge Ansicht.

Fig. 10. Einige dünne Chromatinfäden verlaufen paarweise parallel. Es sind nur einige Schleifen bzw. Teile von solchen eingezeichnet.

Fig. 11. Kern mit dünnen und mit dicken Chromatinschleifen.

Fig. 12. Dasselbe, von der Seite gesehen, nach welcher die Schleifenschenkel konvergieren. Die dicken Fäden zeigen Andeutung einer Längsspaltung, die dünnen verlaufen paarweise parallel.

Fig. 13. Stadium der dicken Chromatinfäden; von der Seite gesehen.

Fig. 14. Dasselbe, schräg gesehen.

Fig. 15. Dasselbe, von der Seite gesehen, nach welcher die Schleifenschenkel konvergieren. Längsspaltung schwer sichtbar.

Fig. 16 u. 17. Wiederauftreten der Längsspaltung in den dicken Fäden, welche dadurch das Aussehen einer Kette mit kleinen Ketten-

gliedern annehmen. Es sind nur Teile der jetzt mehr unregelmäßig angeordneten Fäden gezeichnet.

Fig. 18. Weitere Trennung der Einzelfäden.

Fig. 19. Dasselbe, weiter vorgeschrittenes Stadium; scheinbarer Zerfall der Fäden.

Fig. 20. Durchschnitt durch den Kernmittelpunkt. Chromatin peripher angeordnet; Nucleolus mit Vacuolen.

Fig. 21. Ein Kern bei verschiedener Einstellung: a Schnitt durch die Kernmitte, b die eine Hälfte der Kernoberfläche auf eine Ebene projiziert.

Fig. 22. Kernoberfläche eingestellt (wie Fig. 23—26). Fäden zeigen noch eine ähnliche Anordnung wie in Fig. 15.

Fig. 23. Doppelfäden, sehr lang und dünn.

Fig. 24. Doppelfäden, etwas kontrahiert.

Tafel 2.

Fig. 25. Doppelfäden in Form von unregelmäßigen Ketten, Ringen usw. Größenunterschiede.

Fig. 26. Dasselbe; Nucleolus schnürt einen kugligen Körper ab.

Fig. 27. Doppelfäden bilden mehr regelmäßige Figuren (Ketten, Ringe, Achter).

Fig. 28. 3 einzelne stark kontrahierte Doppelchromosomen. Längsspaltung in den Einzelchromosomen sichtbar.

Fig. 29—31. Äquatorialplatte der 1. Richtungsspindel. In Fig. 29 fehlt ein Doppelchromosom, das im Nachbarschnitt liegt. Chromosomen stark verkleinert.

Fig. 32. 1. Richtungsspindel in Seitenansicht; 3 Doppelchromosomen sichtbar. Die achromatische Figur wegen Färbung mit Böhmer'schem Hämatoxylin nur teilweise sichtbar.

Fig. 33. Chromatin zusammengeklumpt; Nucleolus zerfallen. Degenerationsstadium.

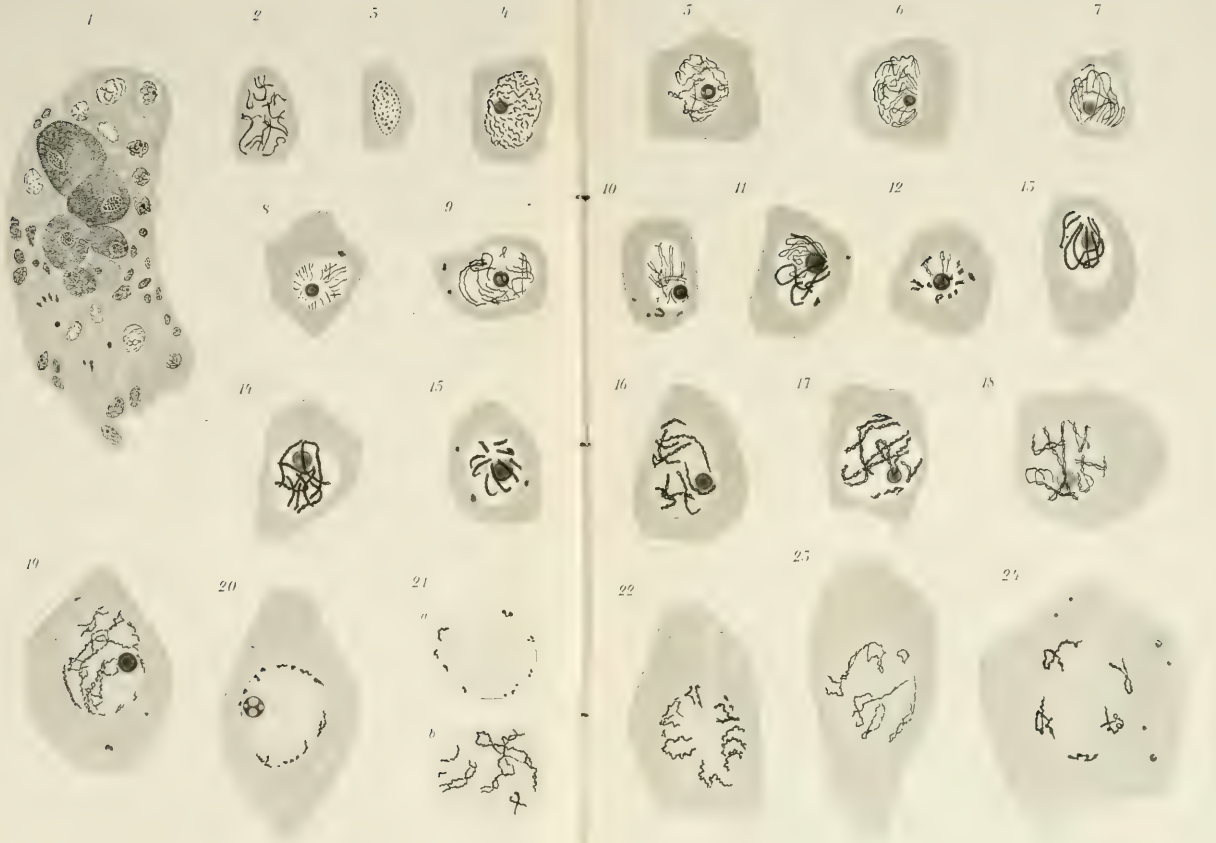
Fig. 34. Degenerierende Kerne.

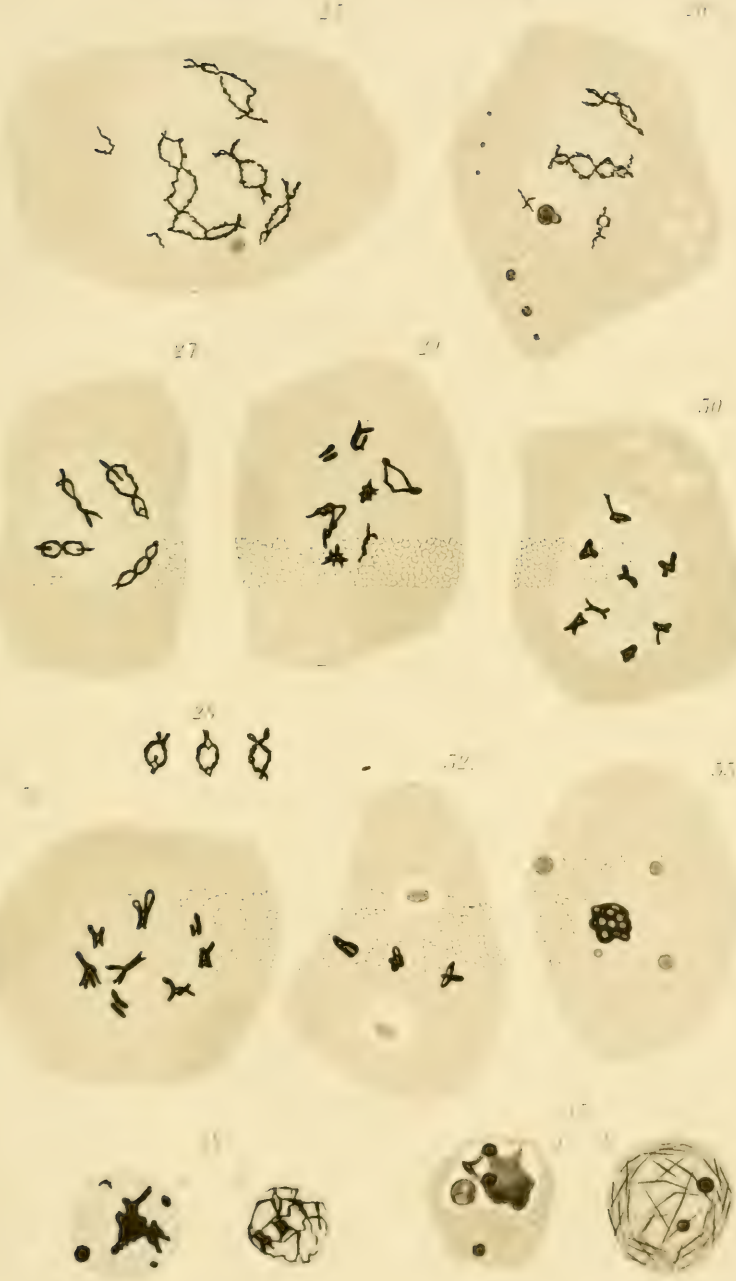
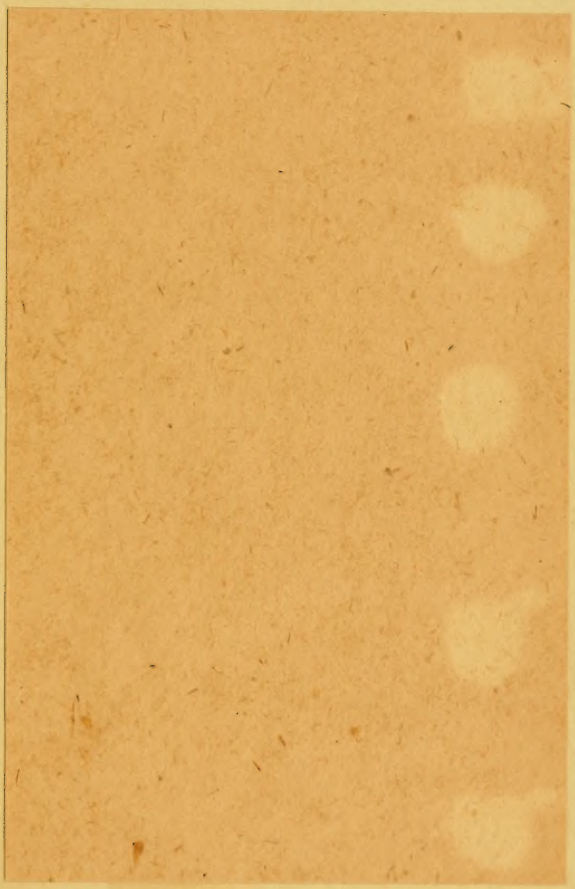
Fig. 35. Degenerierte und stark verkleinerte Oocyten. In b nadelförmige Gebilde.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

Lebenslauf.

Ich, Waldemar Schleip, bin geboren am 26. Juli 1879 als Sohn des Privatmanns Carl Schleip zu Freiburg i. Br., besuchte daselbst von Ostern 1885—1888 die Volksschule, sodann 9 Jahre hindurch das Gymnasium, welches ich 1898 mit dem Reifezeugnis verließ. Meine Studienzeit verbrachte ich in Freiburg i. Br. und in München. Im Jahr 1903 bestand ich das medizinische Staatsexamen, und im folgenden Jahre erlangte ich das medizinische Doktordiplom. Seit Frühjahr 1903 bin ich Assistent am Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
a
b
22
23
24



3 2044 107 338 196